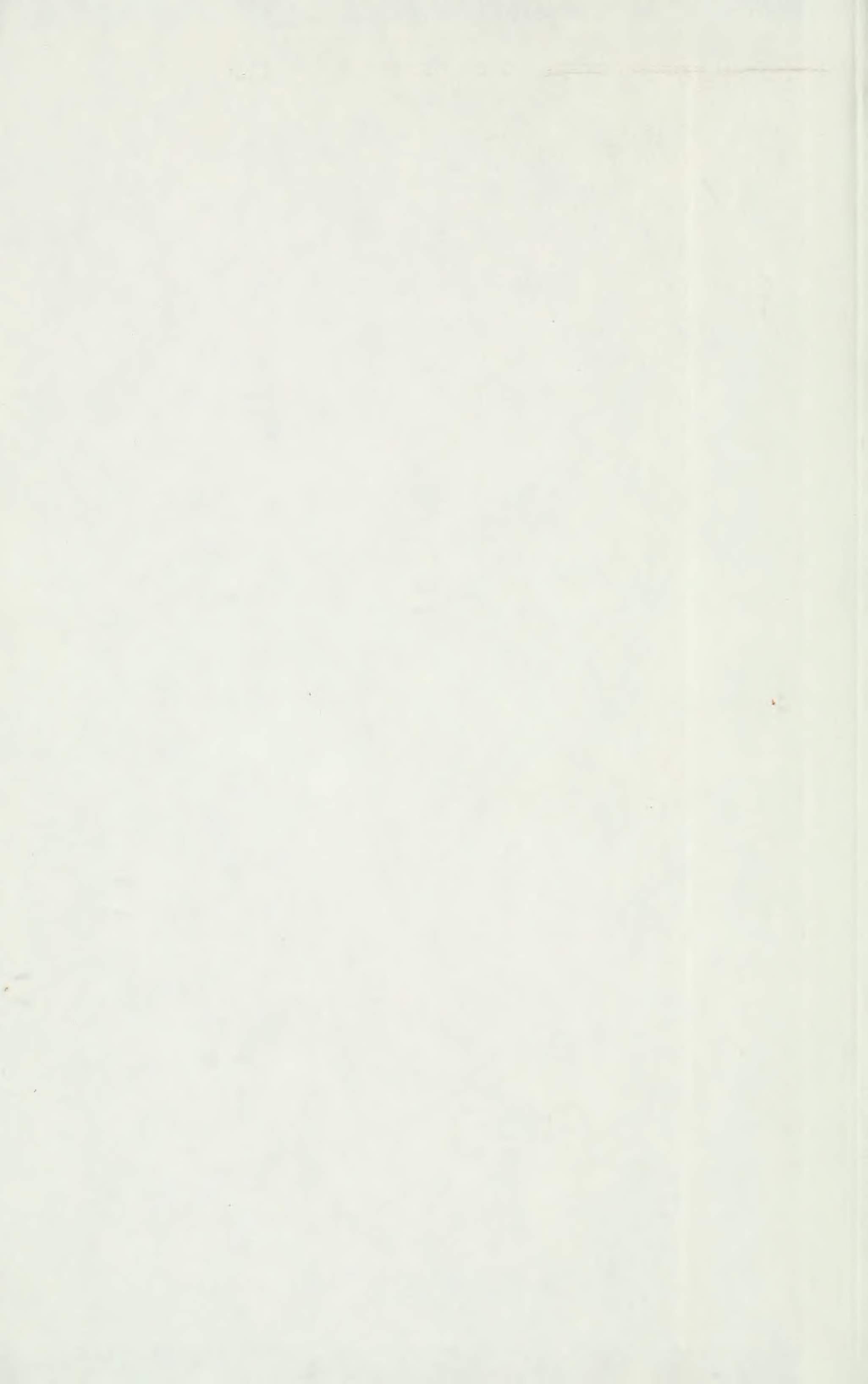

UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 00849893 3











LEHRBUCH

DER

BOTANIK

NACH DEM

GEGENWÄRTIGEN STAND DER WISSENSCHAFT

BEARBEITET

VON

DR. A. B. FRANK
PROFESSOR AN DER KÖNIGLICHEN LANDWIRTHSCHAFTLICHEN HOCHSCHULE
ZU BERLIN.

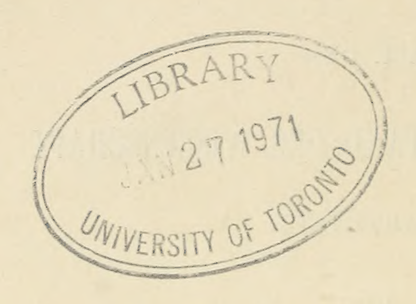
I

ERSTER BAND

ZELLENLEHRE, ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

MIT 227 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1892.


LIBRARY
27 1971
UNIVERSITY OF TORONTO

VORREDE.

Als ich zu Anfang des Jahres 1890 aufgefordert wurde, das SACHS'sche Lehrbuch der Botanik, welches zuletzt in vierter Auflage 1874 erschienen ist, neu zu bearbeiten, war ich eine Zeit lang zweifelhaft, ob mir bei meinen vielen speciellen wissenschaftlichen Untersuchungen noch die nöthige Zeit übrig sein würde, um mich in eine so zeitraubende Arbeit in dem Grade vertiefen zu können, wie es eine solche Aufgabe erfordert, die man nur würdig oder gar nicht lösen soll.

Denn um die Fortschritte, welche die Botanik seit 1874 auf allen Gebieten gemacht hat, und um die veränderten Anschauungen und neuen Fragen, die sich inzwischen so vielfach gebildet haben, in entsprechender Vollständigkeit in den Lehrstoff jenes Buches aufzunehmen, ohne den bisherigen Umfang desselben wesentlich zu überschreiten, bedurfte es einer langen und gründlichen Arbeit. Und so wäre die letztere auch nicht zu bewältigen gewesen, wenn nicht die Verlagsbuchhandlung mir die dazu nöthige Frist bereitwillig zugestanden hätte.

Was mich aber schließlich vor allem bewog, die Arbeit freudig aufzunehmen, und was mir auch ihren Fortgang immer freudig gemacht hat, das war das Bewusstsein, an einem so ausgezeichneten Werke, wie es das SACHS'sche Lehrbuch ist, fortarbeiten zu können, und nur ein Bedenken, das mir dabei nicht fern bleiben konnte, hat diese Freude manchmal zu stören gesucht, nämlich das, ob der von mir zu machende Versuch nicht dem meisterhaften Vorbilde gar zu sehr nachstehen dürfte. Denn es kann nicht genug betont werden, dass in einem für den Anfänger bestimmten Lehrbuche es nicht so sehr darauf ankommt, neue wissenschaftliche Thatsachen zur Kenntniss zu bringen und neue Forschungsaufgaben zu discutiren, als vor allem

darauf, das bis dahin vorhandene Wissensmaterial in einer wohlgeordneten Form dem Lernenden vorzuführen und diesen durch eine einfache, aber lebendige und eindringliche Darstellung zum Verständniss gleichsam zu zwingen. Es ist aber unbestritten, dass auch hinsichtlich dieser Aufgabe die SACHS'schen Lehrbücher uns ein alle Zeit mustergültiges Vorbild sein können und sein sollen.

In der Begrenzung und in der Ausführung des Stoffes bin ich zwar im Allgemeinen der SACHS'schen Botanik gefolgt. Abgewichen bin ich aber erstens schon in der Exposition insofern, als ich die Zellenlehre, die Anatomie und die Physiologie in einem besonderen ersten Bande behandelt, dagegen die Morphologie und die Systematik inniger als bisher zusammengefasst und in einem zweiten Bande vereinigt habe. Ich glaube damit nicht nur eine naturgemäße Theilung der Botanik, sondern auch eine den thatsächlichen Bedürfnissen entsprechende Sonderung des Stoffes erreicht zu haben, indem auf den Hochschulen die botanischen Disciplinen meist in dieser Weise nach Semestern und Vorlesungen vertheilt werden.

Die Physiologie, als derjenige Theil der Botanik, der in den letzten Decennien wohl die grössten Fortschritte gemacht hat, ist daher auch am meisten, inhaltlich sowohl wie an Umfang, vermehrt worden. Letzteres wurde jedoch zum Theil auch dadurch bedingt, dass ich den chemischen Theil der Physiologie, insbesondere die Ernährungslehre und die Pflanzenstoffe etwas eingehender als es bisher geschehen war, behandeln zu sollen glaubte. Auch die Gährungserscheinungen sind in einem neuen Kapitel hinzugekommen. Nicht minder musste in einem Abschnitte über Symbiose den bezüglichen Forschungen der Neuzeit Raum gegeben werden.

Morphologie und Systematik habe ich noch etwas inniger verschmolzen, als es bisher der Fall war. Ich glaube auch der Zustimmung der namhaftesten Systematiker der Jetztzeit sicher zu sein, dass ich die Morphologie den einzelnen systematischen Abtheilungen des Pflanzenreiches überwiesen und am betreffenden Orte speciell behandelt, dagegen als allgemeine Morphologie nur die allgemeinsten Gestaltungsgesetze, die für alle pflanzlichen Lebewesen zutreffen, zusammengefasst habe. Das Studium muss wesentlich erleichtert und zugleich belebt werden, wenn die Morphologie an den Lebensformen selbst, also an der Hand der Systematik gelehrt, als wenn sie in einem abstracten Lehrgebäude ohne Anschluss an die phylogenetische

Entwickelung des Pflanzenreiches behandelt wird. Dass die neueren Versuche in der naturgemäßen Theilung und Anordnung der Pflanzengruppen berücksichtigt worden sind, brauche ich nicht zu versichern. Das hier befolgte System entspricht dem von ENGLER in dessen jüngst erschienenem Syllabus der Vorlesungen dargestellten im Wesentlichen. In der Systematik der Phanerogamen habe ich den Familien, welche in SACHS' Botanik nur mit Namen aufgezählt waren, etwas mehr Berücksichtigung gegönnt, namentlich den größten und wichtigsten. Den dazu erforderlichen Raum habe ich dadurch zu gewinnen gesucht, dass ich die specielle Morphologie, die ich mehr zu einer Charakteristik der Pflanzengruppen gemacht habe, auch mehr oder weniger in dem in der Systematik üblichen Lapidarstil gehalten und dadurch räumlich beschränkt habe. Und noch eine andere Einrichtung wird man in der Systematik bemerken, wodurch ich an Raum gespart, zugleich aber, wie ich hoffe, das Studium erleichtert habe. In jeder Abtheilung und Klasse des Pflanzenreiches stehen in kurzen Sätzen die Hauptcharaktere derselben voran, und es folgt in Petit-Druck die nähere Erläuterung dieser Sätze und anderes Speciellere, was sich auf die betreffende Klasse bezieht.

Zu den Abbildungen habe ich viele aus dem SACHS'schen Lehrbuche benutzt, weil ich bessere nicht hätte an die Stelle setzen können. Manche sind auch anderen Autoren entlehnt. Eine Anzahl Holzschnitte sind Reductionen der von mir und TSCHIRCH herausgegebenen Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie (Berlin seit 1889), nämlich die Figuren 96, 104, 125, 139, 156, 166, 193, 225 und 226. Andere habe ich aus meinen früheren Werken benutzt, viele auch neu angefertigt.

Ein sorgfältig bearbeitetes Register, welches dem ganzen Werke beigegeben werden soll, wird für die Zwecke des Nachschlagens besonders vortheilhaft eingerichtet werden. Auch im Text selbst habe ich nicht unterlassen, die nöthigen Verweisungen auf andere Stellen des Werkes anzugeben, wo Näheres über einen in Rede stehenden Gegenstand nachgelesen werden kann.

Was das Aeußerliche des Buches anlangt, so sind auf Veranlassung der Verlagsbuchhandlung einige geschmackvolle Aenderungen vorgenommen worden. Da mit denselben eine Verkleinerung der bedruckten Flächen verbunden war, so wird schon aus diesem Grunde die Zunahme des Werkes um einige Druckbogen zum Theil erklärlich. Weit mehr

noch wirkte der Zuwachs an aufzunehmendem Wissensmaterial ausdehnend, aber durch möglichstes Anstreben gedrängterer Darstellung habe ich dem immer wieder entgegen zu wirken gesucht.

Es ist meine Absicht, dem hier erscheinenden ersten Bande etwa zu Anfang des nächsten Jahres den zweiten, welcher die Morphologie und Systematik enthält, folgen zu lassen und damit das Werk vollständig zu machen.

Berlin, im April 1892.

Frank.

INHALTSÜBERSICHT.

Drittes Buch.

Pflanzenphysiologie.

Einleitung.

Erster Theil.

Die allgemeinen äufseren Lebensbedingungen der Pflanzen.

Zweiter Theil.

Physikalische Physiologie.

Die physikalischen Eigenschaften und Erscheinungen der Pflanzen.

Dritter Theil.

Chemische Physiologie. Der Stoffwechsel der Pflanze.

Vierter Theil.

Die Vermehrung der Pflanzen.

EINLEITUNG.

Unser Wissen vom Pflanzenreiche muss eingetheilt werden in besondere Gebiete, weil es sehr verschiedenartige Fragen giebt, die bei der Betrachtung der Pflanzen uns entgegentreten. Das Lehrgebäude der Botanik umfasst daher auch streng genommen alle diese Wissensgebiete und muss dieselben einzeln in für sich abgeschlossenem Aufbau zur Darstellung bringen. Die Trennung der einzelnen botanischen Disciplinen hat sich mit der Zeit immer schärfer ausgeprägt, besonders weil auch die Forschungsarbeit immer mehr gezwungen wurde, sich zu specialisiren, und so jene einzelnen Wissensfächer auch zu besonderen Arbeitsgebieten wurden, die ihre eigenen Forscher besitzen und ihre eigenen Methoden und Ziele sich ausgebildet haben.

Nichtsdestoweniger wäre es ein Irrthum, wenn man glauben wollte, dass eine einzelne botanische Disciplin in völliger Unabhängigkeit von den anderen studirt werden könnte. Die Erscheinungen in der Pflanzenwelt greifen so ineinander, dass oft nur der erweiterte Blick auf andere botanische Gebiete uns das rechte und befriedigende Verständniss bringt. Auch ist der Lehrvortrag naturgemäß oft gezwungen, Dinge als bekannt vorauszusetzen, welche in einer anderen botanischen Disciplin gelehrt werden. So müssen wir uns immer der inneren Zusammengehörigkeit der einzelnen Fächer der Botanik bewusst bleiben, nur die Darstellung zwingt uns, jedes derselben in abgeschlossenem Rahmen für sich zu behandeln.

Die verschiedenartigen Fragen, welche sich die Erforschung des Pflanzenreiches zu stellen hat, haben zu folgender Eintheilung der Botanik geführt. Dieselbe kann nicht gerade als eine durchaus logische bezeichnet werden, aber sie ist nun einmal so eingeführt und hat für das Studium viele praktische Vorzüge. Sehen wir ab von einer Unterscheidung der verschiedenen Pflanzenformen, von denen unsere Erde bewohnt ist, und untersuchen wir nur diejenigen Erscheinungen, welche an den Pflanzen als solchen allgemein zu beobachten sind, also die eigentliche Natur des pflanzlichen Organismus generell, so ergiebt dies die allgemeine Botanik. Hier sind es wieder mehrere besondere Fragen, welche zur Unterscheidung wichtiger Disciplinen führen. Wenn das allgemeine Elementarorgan, welches zum Aufbau eines jeden Pflanzenkörpers dient, die Zelle, nach Bildung, Form und Bestandtheilen behandelt werden soll, so ist dies die Lehre von der Zelle. Untersuchen wir, wie die Zellen zu Geweben vereinigt sind, und wie die Gewebe den inneren Bau der Pflanzentheile ausmachen, so haben wir die Gewebelehre oder Anatomie der Pflanzen vor uns. Wenn wir endlich die Naturerscheinungen,

welche sich an der lebenden Pflanze beobachten lassen, also die Lebensvorgänge derselben, zu erkennen und zu erklären versuchen, so befinden wir uns auf dem Gebiete der **Physiologie der Pflanzen**.

Der allgemeinen Botanik steht gegenüber die Kenntniss der einzelnen Lebensformen, in denen sich das Pflanzenreich auf der Erde entwickelt hat. Da wir dieselben vornehmlich nach ihren gestaltlichen Merkmalen unterscheiden, so haben wir es hier hauptsächlich mit den Gestaltsverhältnissen der Pflanzenkörper oder mit Morphologie zu thun, wobei wir aber zugleich gezwungen sind, das Pflanzenreich in verschiedene einzelne Gruppen zu zerlegen, weil uns in jeder derselben wesentlich andere Gestaltsverhältnisse und Entwickelungen begegnen. Wir gelangen damit zugleich zu einem System des Pflanzenreiches. Dieses Gebiet der Botanik lässt sich als **Morphologie und Systematik** bezeichnen. Da die Systematik aber in der Betrachtung der gegenwärtig überhaupt als fertig gegebenen Pflanzenformen nicht ihre alleinige und befriedigende Aufgabe finden kann, sondern sich auch Rechenschaft von der Entwickelungsgeschichte des ganzen Pflanzenreiches auf der Erde zu geben sucht, so zieht sie sowohl die gegenwärtige geographische Verteilung der systematischen Pflanzengruppen, sowie der einzelnen Pflanzenformen, als auch die in den früheren Schöpfungsperioden vorhanden gewesenen pflanzlichen Lebewesen, soweit deren Überreste in den Erdschichten noch auffindbar sind, in den Kreis ihrer Betrachtung, so dass diese beiden Fächer, die **Pflanzengeographie** und die **Pflanzenpaläontologie**, welche man lange Zeit als abgesonderte Gebiete behandelte, jetzt immer mehr ihren Anschluss an die Systematik gewinnen. Man kann nun in der Kenntniss der Pflanzenformen auch bis auf die Unterscheidung der einzelnen Arten oder Species gehen; dies ist das Gebiet der **speciellen oder beschreibenden Botanik**, welche uns zugleich auch das naturgeschichtlich Bemerkenswerthe über Heimat, Cultur, Nutzanwendung etc. der einzelnen Pflanzenarten mittheilt, und daher auch als medicinische oder pharmaceutische, als landwirthschaftliche, forstliche, gärtnerische, industrielle Botanik bezeichnet werden kann, wenn bei der Auswahl der zu beschreibenden Pflanzen auf deren Anwendung zu bestimmten praktischen Zwecken Rücksicht genommen wird.

Das vorliegende Lehrbuch behandelt die Botanik in der in den vorhergehenden Zeilen angegebenen Gliederung, jedoch muss es auf die Aufzählung der Species verzichten, da diese nicht Gegenstand eines Lehrbuches der Botanik überhaupt sein kann, sondern in umfangreicheren Werken oder in solchen, die einem specielleren Zwecke dienen, zu suchen ist. Auch mag bemerkt werden, dass die Lehre von den Krankheiten der Pflanzen, die Pflanzenpathologie, als ein von der Botanik abgesondertes Gebiet hier ausgeschlossen bleibt, wie man ja doch auch von der Zoologie und der Anthropologie die pathologischen Wissenschaften von jeher abgetrennt hat.

Erstes Buch.

Lehre von der Pflanzenzelle.

§ 1. Vorläufige Belehrung über das Wesen der Zelle. Die Substanz der Pflanzen ist nicht homogen, sondern zusammengesetzt aus kleinen, dem unbewaffneten Auge meist nicht unterscheidbaren Gebilden, welche schon von der Zeit an, da die Naturforscher mit Vergrößerungsgläsern den Bau der Pflanze zu untersuchen begannen und diese kleinen

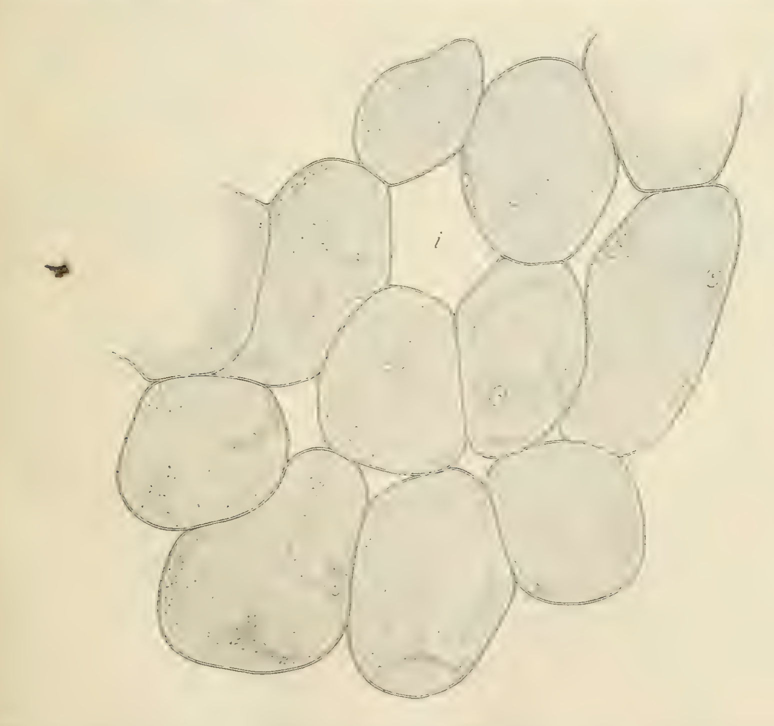


Fig. 1. Zellen aus dem Fruchtfleisch eines Apfels. Man sieht die locker zusammenhängenden Zellen, zwischen denen sich lufthaltende Lücken *i*, die Intercellulargänge, befinden. Die Zellen enthalten wenig Protoplasma, welches einen großen klaren Zellsaft umschließt; in manchen Zellen hat der Zellkern eine für die Beobachtung günstige Lage. 260fach vergrößert.

Organe zuerst erkannten, in der Wissenschaft den Namen Zellen (cellulae) führen.

Gewöhnlich sind die Zellen in Menge dicht zusammengelagert und fest verbunden; sie bilden dann ein Zellengewebe. Die Wurzeln, Stengel, Blätter, Früchte und Samen aller vollkommneren Pflanzen bestehen aus solchen Geweben; hier sind also zahllose Zellen am Aufbau der Pflanze betheiligt (Fig. 1, S. 3). Bei allen diesen Pflanzen lösen sich aber auch zu gewissen Zeiten bestimmte Zellen aus dem Verbande und verrichten vereinzelt ihre Functionen (Sporen, Pollenzellen). Ja bei den niedrigsten Pflanzen, wie bei den Sprosspilzen, Spaltpilzen und vielen Algen, wird das ganze Individuum von einer einzigen Zelle dargestellt (Fig. 2). Wenn



Fig. 2. Sprosspilze. Saccharomyces cerevisiae als Unterhefe, als e i n z e l l i g e P f l a n z e n, mit Vermehrung durch Sprossung. *1* seit 50 Stunden in Bierwürze ausgesäet; bei *a* die häufigste, bei *b* seltenere Sprossformen; die Sprossungen trennen sich bei *d*. — *2* derselbe Pilz im höchsten Stadium der Hauptgährung. — *3* zu Ende der Hauptgährung. — *4* wie *3*, die Sprossverbände hängen als lockere Klümpchen von Zellen zusammen. — *5* derselbe Pilz aus der Nachgährung, fast ruhend, d. h. nur noch selten, bei *a*, sprossend. — *6* derselbe Pilz nach 30 stündiger Cultur bei Obergährungstemperatur (16—18° C.), länger gestreckte Sprosszellen treibend. 400fach vergrößert. Nach Reess.

diese Zelle sich vermehrt, so trennen sich die neugebildeten Zellen in der Regel sogleich von einander, und jede repräsentirt wieder ein neues Pflanzenindividuum. Wir sprechen daher hier von e i n z e l l i g e n P f l a n z e n; hier deckt sich der Begriff der Zelle mit dem des Pflanzenindividuums, alle Lebensthätigkeiten des letzteren sind in einer einzigen Zelle vereinigt, und die Vermehrung dieser ist zugleich die Vermehrung der Pflanze.

Diese Betrachtung giebt uns sogleich die Überzeugung, dass die Zellen nicht bloß die alleinigen Bausteine für den körperlichen Aufbau der Pflanze sind, sondern dass man in ihnen auch die Organe und den Sitz aller und jeder Lebensthätigkeit zu suchen hat, die man an den Pflanzen wahrnimmt.

So verschiedenartig auch die Pflanzen äußerlich sein mögen, die Zellen, aus denen sie bestehen, erscheinen, aus gleichnamigen Organen genommen, wenig verschieden, und es ist im allgemeinen unmöglich, einer einzelnen Zelle anzusehen, von welcher Pflanze sie stammt. Man kann daher auch eine ganz beliebige Pflanze wählen, um sich die gewöhnliche Beschaffenheit der Zellen klar zu machen. In jungen Wurzeln, Stengeln, Blättern oder Früchten bieten die Zellen im allgemeinen immer

dasselbe Bild. Was zunächst ihre Größe anlangt, so schwankt sie hier, vom jugendlichen bis zum erwachsenen Zustande der Zelle, etwa zwischen den Grenzen 0.02 bis 0.2 mm im Durchmesser. Doch giebt es auch noch viel kleinere Zellen, besonders bei den unvollkommensten einzelligen Pflanzen; denn viele Spaltpilze sind nur etwa 0.001 mm groß. Wir können an den Zellen deutlich drei Bestandtheile unterscheiden (vgl. Fig. 3), die auch wieder in der Hauptsache bei allen Pflanzen von gleicher Art sind: 1) eine äußere feste elastische Haut, die aus einem ihr eigenthümlichen Stoffe, der Cellulose, gebildet ist, Zellhaut oder Zellmembran (Zellwand) genannt, 2) eine der Innenseite der Zellhaut dicht anliegende ebenfalls allseitig geschlossene Schicht, gebildet aus einer weichen, unelastischen, hauptsächlich aus Eiweißstoffen bestehenden Substanz, welche seit H. v. Mohl (1846) als Protoplasma bezeichnet wird. In dieser Protoplasmamasse eingebettet erkennt man in jeder Zelle einen rundlichen Körper, der seiner Substanz nach dem Protoplasma sehr ähnlich und als ein fast nie fehlendes Organ desselben zu betrachten ist, den Zellkern (nucleus). 3) Von dem Sack, den das Protoplasma darstellt, eingeschlossen, den ganzen übrigen Innenraum der Zelle erfüllend eine klare, wässrige Flüssigkeit, den Zellsaft. Dieser ist ein untergeordneter, nicht nothwendiger Bestandtheil, denn er fehlt in der noch kleinen jugendlichen Zelle meist vollständig, wie aus Fig. 3 *A* ersichtlich, wo die Zellen von dem Protoplasma nebst dem Zellkern ganz ausgefüllt sind. Mit zunehmender Größe der Zellen nimmt aber das Protoplasma nicht entsprechend an Masse zu;

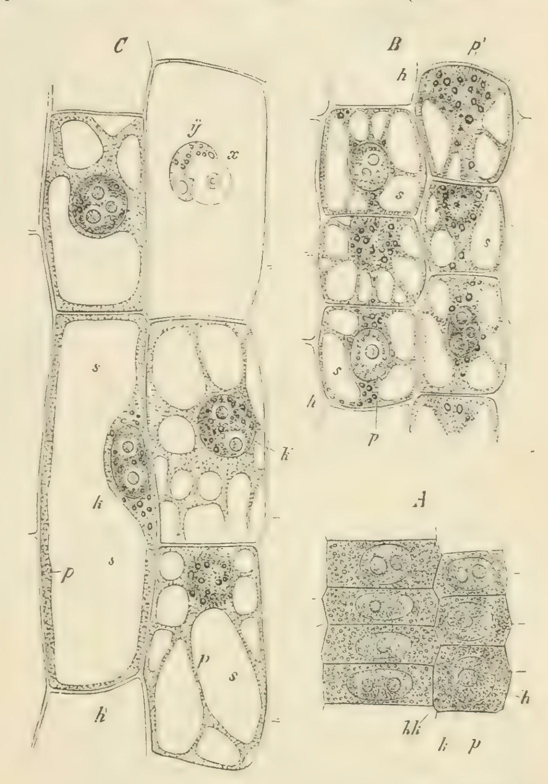


Fig. 3. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis im Längsschnitt. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *h* Zellhaut, *p* Protoplasma, *k* Zellkern, *kk* Nucleolus. *B* die gleichnamigen Zellen, etwa 2 mm über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmaplatten liegen. *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 mm über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die große Zelle links unten im optischen Durchschnitte; die Zelle rechts oben ist durch den Schnitt geöffnet, worauf der Zellkern durch das eingedrungene Wasser in eigenthümlicher Weise aufgequollen ist (*x y*). 550fach vergrößert. Nach Sachs.

es bilden sich Hohlräume, welche mit Zellsaft erfüllt sind. Man bezeichnet dieselben als Vacuolen. Sie treten zuerst in Mehrzahl in einer Zelle auf, so dass das Protoplasma schmale Platten und Stränge bildet, welche besonders nach der Stelle hin gerichtet sind, wo der Zellkern von einer Masse von Protoplasma umgeben stehen bleibt, während auch die ganze Innenseite der Zellmembran vom Protoplasma belegt bleibt (Fig. 3 *B*). Endlich nimmt die Zelle an Volumen so zu, dass die Vacuolen zu einem einzigen großen sogenannten Saftraum zusammenfließen, welcher von dem nun sackartig hohl gewordenen Protoplasmakörper umschlossen wird (Fig. 3 *C*). Dieser Protoplasmasack wurde von H. v. Mohl Primordialschlauch genannt.

Der Protoplasmakörper ist der alleinige Träger des Lebens einer jeden Zelle. Alle Lebensthätigkeiten der letzteren gehen von diesem Gebilde aus; wir werden im Nachfolgenden erkennen, wie jegliche Entstehung neuer Zellen durch das Protoplasma und den Zellkern schon vorhandener Zellen geschieht, und wie nicht bloß die Bildung und das Wachsen der Zellmembran, sondern auch die mancherlei Inhaltsbestandtheile, die in gewissen Zellen auftreten, Producte der Thätigkeit des lebenden Protoplasmas sind. In vielen Zellen verschwindet später das Protoplasma; und solche Zellen sind dann auch niemals mehr einer Zellbildung, eines Wachsthums oder irgend welcher stofflicher Neubildungen fähig.

Mit dieser seiner Bedeutung steht auch im vollen Einklange die Selbständigkeit des Protoplasmakörpers einer Zelle. Diese zeigt sich nirgends deutlicher als bei der Bildung der sogenannten Schwärmsporen der Algen und mancher Pilze, indem wir hier das Protoplasma für sich allein, als nackten scharf begrenzten Körper ohne Zellmembran eine Zeitlang fortleben sehen. Das in den Zellen der Alge eingeschlossene Protoplasma zieht sich von der Zellmembran zurück, lässt das Wasser seines Zellsaftes austreten und contrahirt sich zu einem soliden rundlichen Klumpen, welcher nun durch eine Oeffnung der Membran ausschlüpfend die Zelle verlässt und, durch innere Kräfte getrieben, im Wasser umherschwimmt (Fig. 4, S. 7). Nach einiger Zeit, meist nach mehreren Stunden kommt die Schwärmspore zur Ruhe, und der Protoplasmakörper scheidet jetzt wieder an seiner Oberfläche eine feine Zellhaut aus, welche während der Schwärmzeit nicht vorhanden war. So ist nun wieder eine umhäutete eigentliche Zelle entstanden. Dann vergrößert sich diese Zelle auch, wobei der an Volumen zunehmende Protoplasmakörper im Innern auch wieder flüssigen Zellsaft abscheidet, und die Zelle wächst nun weiterhin in einer der specifischen Natur der Alge entsprechenden Weise, gewöhnlich auch unter Zelltheilungen zu einem neuen Algenindividuum heran. Man pflegt daher auch schon einen solchen frei lebenden nackten Protoplasmakörper als Zelle zu betrachten und bezeichnet ihn demgemäß als hautlose, nackte Zelle oder primordiale Zelle.

Halten wir an der Vorstellung fest, dass das Protoplasma ein

selbständiger Organismus, der einzig wesentliche Theil der Zelle und der alleinige Träger alles Lebens ist, so erscheint eine anderweite, erst neuerdings festgestellte Thatsache als ein weiterer, eigentlich mit logischer Consequenz hieran sich schließender Schritt in der Erkenntniss der wahren Organisation des Pflanzenkörpers, nämlich die Thatsache der **innerlichen Continuität des Protoplasmas in der ganzen Pflanze.** Mit andern Worten: die Fächerung des Pflanzenkörpers durch Zellwände in abgeschlossene Zellräume ist nicht etwas zur Pflanzennatur nothwendig Gehöriges, sondern eine secundäre, auch nicht überall durchgeführte Construction und macht, wo sie vorhanden ist, auch nur scheinbar den Eindruck, als seien die Protoplasmakörper der einzelnen Zellen von einander abgeschieden. Es giebt nämlich gewisse Algen und Pilze, die bei ziemlich großen Dimensionen sehr hoch entwickelte, reich gegliederte Gewächse und dennoch innerlich gar nicht in ein Zellgewebe gefächert sind, sondern eine einzige, überaus groß gewachsene und ausgegliederte Zelle darstellen. Solchen Formen begegnen wir besonders in der Algengruppe der Siphoneen; so ist z. B. die Gattung Caulerpa (Fig. 5, S. 8) eine Pflanze von einem und mehreren Fuß Größe, die einen kriechenden, an der Spitze fortwachsenden Stamm bildet, von welchem nach abwärts verzweigte farblose wurzelartige Aeste, nach aufwärts große grüne laubblattähnliche Zweige ausgehen, und doch ist das Ganze eine einzige von einer Haut umgebene Zelle, die sich zu dieser vollkommenen Gestalt ausgegliedert hat und innerlich durch keine Querwände gefächert ist, sondern einen zusammenhängenden Protoplasmakörper in sich birgt. Unter den Pilzen verhalten sich die Saprolegniaceen, Peronosporeen und Mucorineen ebenso; eine einzige schlauchförmige, vielfältig verzweigte Zelle ist es, welche hier den ganzen Pilzkörper in seiner Differenzirung in Ernährungs- und Fortpflanzungsorgan herstellt. So ist z. B. bei dem

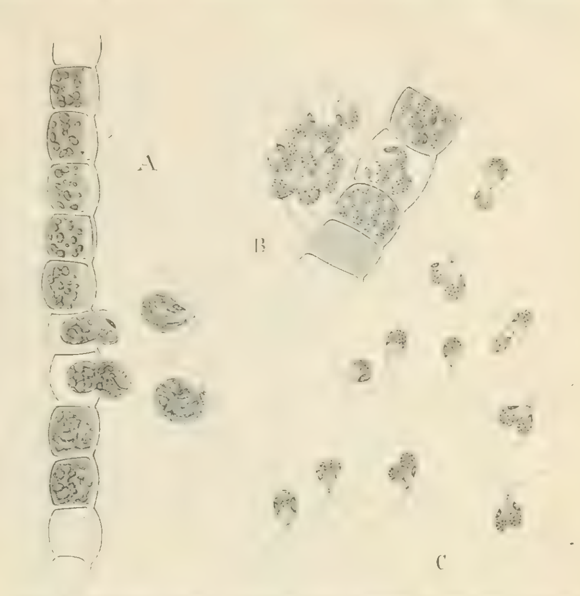


Fig. 4. Ulothrix zonata. *A.* Stück eines Fadens, in welchem aus zwei Zellen der ganze Protoplasmakörper in Form einer Makrozoospore geboren wird, daneben zwei schwärmende Makrozoosporen mit ihren Cilien. *B.* Stück eines Fadens, dessen Zellen in derselben Weise Mikrozoosporen erzeugen, indem der Protoplasmakörper in eine Mehrzahl Sporen zerfällt; eine große Anzahl derselben bereits ausgeschlüpft. In *C* solche in verschiedenen Stadien der Copulation. Nach DODEL.

Schimmelpilz Mucor Fig. 6, S. 9 das im Substrate sich ausbreitende Mycelium, welches aus in zahllose Aeste verzweigten Fäden besteht, und



Fig. 5. Stück einer Pflanze von Caulerpa prolifera in natürlicher Größe, als einzellige Pflanze. Die Zelle stellt bei *sr* den Stengel, bei *b* grüne Blätter, bei *w* farblose Rhizoiden dar. Nach Sachs.

die daraus sich abzweigenden, in die Luft hervorwachsenden Stiele, auf deren Spitze die Sporangien zur Entwickelung kommen, alles zusammen eine einzige Zelle; das Protoplasma, welches sowohl die Fruchtstiele als auch das Mycelium bis in jedes der letzten Zweiglein desselben erfüllt, ist ein in sich ohne Unterbrechung zusammenhängendes Ganzes. So sehen wir dieselben Formen, welche alle anderen Pflanzen unter der gewöhnlichen Vielzelligkeit ihres Körpers annehmen, hier auch ohne innere Fächerung der heranwachsenden Zelle erreicht. Dieses ungleiche Verhalten bei äußerlich gleicher Ausgliederung des Pflanzenkörpers verdient besonders hervorgehoben zu werden, wie es Sachs*) gethan hat, indem er die Pflanzen von gewöhnlichem zelligen Bau als celluläre, die erstgenannten aber als nicht cellulär, auch wohl als Coeloblasten bezeichnete; denn es lehrt uns, dass auch vollkommene Pflanzenformen mit einer Mehrzahl verschiedenartig functionirender Organe ohne eine Fächerung des Körpers in Zellen denkbar sind, dass die letztere also da, wo sie wirklich auftritt, durch mehr äußerliche Bedürfnisse, namentlich um den mechanischen Aufbau zu ermöglichen und die nöthige Widerstandsfähigkeit gegen äußere Kräfte zu gewinnen, gefordert wird.

*) Sitzungsber. d. phys. med. Ges. zu Würzburg, November 1878.

Aber auch bei den gewöhnlichen cellulär gebauten Pflanzen besteht vielfach eine **Continuität des Protoplasmas** der einzelnen Zellen, indem

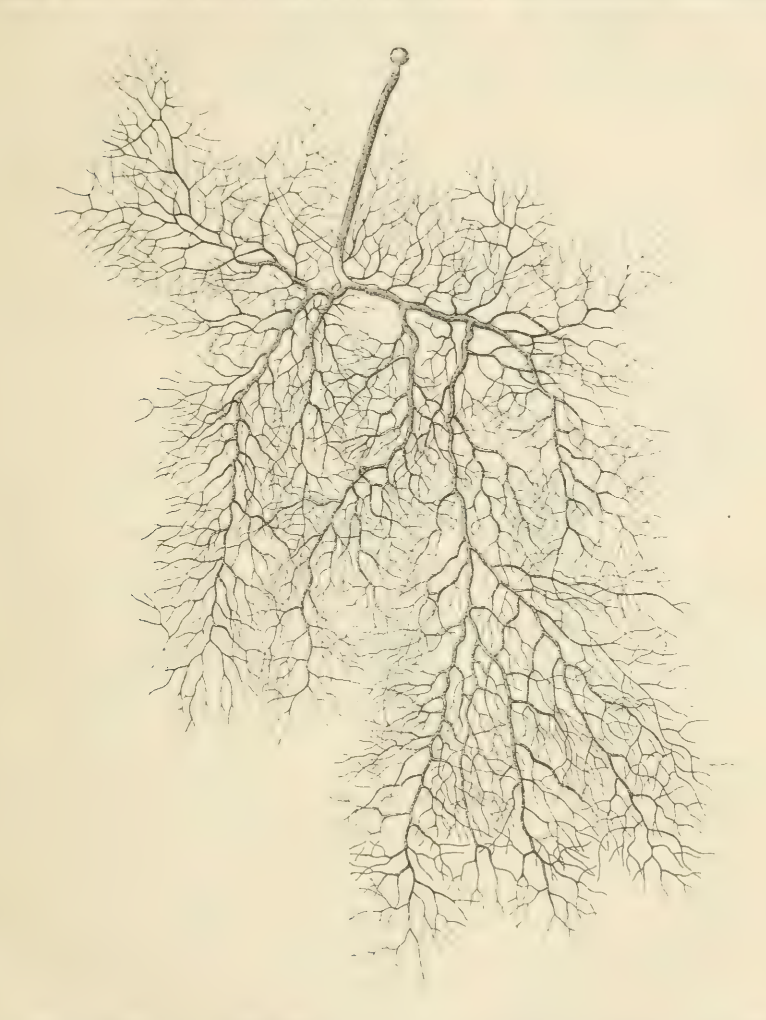


Fig. 6. Ein ganzes Mycelium von Mucor Mucedo, als einzellige Pflanze, aus einer Spore in Mistdecoct auf dem Objectträger gezogen. Die Myceliumzelle ist in ihren feinsten Verzweigungen gezeichnet. Das Mycelium hat nach oben einen Fruchtträger gebildet, der sich über die Culturflüssigkeit erhebt und daher dunkel schattirt ist. Der Fruchtträger endigt oben in das runde Sporangium, worin die Sporen sich bilden, durch spätere Streckung wird er noch 5 bis 6mal länger, links daneben eine erste Fruchtträgeranlage, die nicht zur Entwickelung gekommen und durch eine Scheidewand abgegrenzt ist. 25fach vergrößert. Nach Brefeld.

die zwischen zwei benachbarten Zellen liegende Membran Perforationen besitzt, die durch zarte plasmatische Fäden durchsetzt sind, welche eine unmittelbare Verbindung der Protoplasmakörper benachbarter Zellen bewirken. Bei den Siebröhren ist diese Communication an den meist auf den Querwänden derselben befindlichen Siebplatten längst bekannt; aber

in der neueren Zeit sind in zahlreichen anderen Geweben solche Poren mit allerdings nur äußerst feinen, oft schwer erkennbaren durchsetzenden Protoplasmafäden in den Zellwänden nachgewiesen worden. Zuerst von Russow*) an den Parenchymzellen der Rinden, an den radialen Wänden der Cambiumzellen und an den Meristemzellen der Vegetationskegel entdeckt, wurden sie in der Folge von verschiedenen anderen Beobachtern an immer weiteren Beispielen aufgefunden; so an den Endospermzellen der Samen (Fig. 7), an den Parenchymzellen verschiedener reizbarer Organe, an den Parenchymzellen der Farne, ganz besonders häufig und deutlich an den Querwänden der Gewebezellen der Florideen und Fucaceen. Durch Färbung des Protoplasmas mit Anilinblau und Behandlung der Schnitte mit Schwefelsäure, wodurch die Zellmembran zum Aufquellen gebracht wird, gelingt es, diese feinen Protoplasmafäden wahrnehmbar zu machen; dieselben sind meist auf die Tüpfel der Zellmembranen beschränkt, deren Schließhäute sie also durchsetzen. Somit scheint immer mehr die Vermuthung Raum zu gewinnen, dass die Protoplasmakörper der einzelnen Zellen wohl in der ganzen Pflanze mit einander zusammenhängen, ein vollständiges System bilden, vergleichbar dem Nerven- oder dem Gefäßsystem im thierischen Körper. Diese Continuität des Protoplasmas eröffnet uns Gesichtspunkte für den Einblick in das Pflanzenleben, die uns bisher noch verschlossen waren. Denn sie kann nicht ohne Bedeutung für die Lebensthätigkeiten sein; in welcher Beziehung freilich, das ist noch eine offene Frage. Dem Stoffaustausch werden sie wohl wegen ihrer Feinheit weniger dienen; und dieser erfolgt ja auch, wie wir wissen, hauptsächlich auf osmotischem Wege. Aber die Fortpflanzung von Reizen, die Vermittelung der Einflüsse, welche vielfach die Pflanzentheile gegenseitig aufeinander ausüben, die Uebertragung der erblichen Eigenschaften, vielleicht auch die Fortleitung von Fermenten

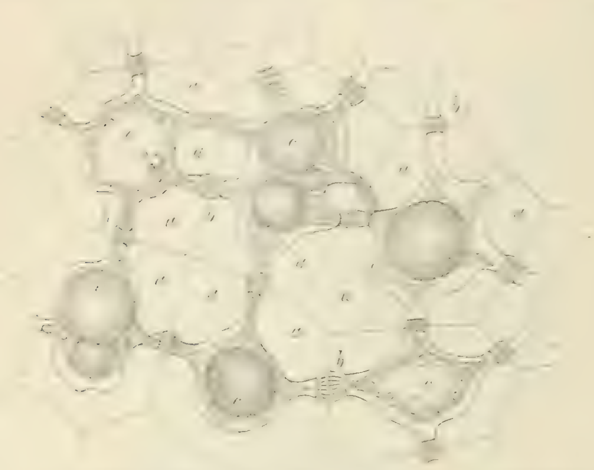


Fig. 7. Querschnitt durch das Endosperm von Areca oleracea, nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Man sieht zwischen den Enden der Tüpfelkanäle bei *b* in der Membran *a* verlaufende feine Verbindungsfäden, welche durch Chlorzinkjod braun gefärbt sind, wie das Protoplasma *c* im Innern der Zellen, welches stellenweise noch mit den Verbindungsfäden in den Tüpfelkanälen zusammenhängt, größtentheils aber in Folge der Einwirkung des Reagens davon abgerissen ist. 620fach vergrößert. Nach TANGL.

*) Sitzungsber. d. naturf. Ges. d. Univers. Dorpat. Bd. VI. p. 562.

dürften auf dieser Einrichtung beruhen. Unter den Erscheinungen der Symbiose werden wir bei den Leguminosen einen Fall kennen lernen, wo ein äußerst kleiner Spaltpilz, welcher aus dem Erdboden in das Protoplasma der Wurzelepidermiszelle einwandert, dann aber auch andere Zellen der Pflanze inficirt, was nur durch die Annahme eines continuirlichen Zusammenhanges des Gesammt-Protoplasmas der Pflanze erklärbar ist.

Da die Zellen die alleinigen Elementargebilde sind, aus denen die Pflanze sich aufbaut, so müssen sich aus den Zellen auch jegliche Organe herstellen lassen, welche die Pflanze für die verschiedenen Functionen zur Erhaltung des Ganzen bedarf. Bei den größten und vielgliederigsten Pflanzenkörpern, wie sie uns in den Baumgewächsen entgegentreten, stellt die Sorge um die Existenz gleichzeitig eine ganze Reihe von Anforderungen an die Pflanze: die Erwerbung der Nahrung aus den verschiedenen Quellen in Boden und in der Luft unter Benutzung der für diese Vorgänge gegebenen Bedingungen, die Versorgung jedes einzelnen Gliedes des Riesenleibes mit den erforderlichen Stoffen, die Widerstandsfähigkeit, die der kühn aufgebaute Baumkörper den elementaren Kräften entgegensetzen muss, die Erzeugung der Keime, mittelst deren der Baum für seine Vermehrung zu sorgen hat, sind Bedürfnisse, welche nur durch bestimmte zweckmäßige, daher für jeden einzelnen Zweck eigenartige Mittel befriedigt werden können. Und selbst wenn wir herabsteigen zu ganz kleinen Gewächsen, welche geschützter an der Oberfläche des Bodens oder im Wasser leben, sehen wir Bedürfnisse eigener Art an die Pflanze herantreten. Allen diesen ist aber in der That dadurch entsprochen, dass in jedem Falle die Zellen die für den geforderten Zweck gerade passende Beschaffenheit annehmen. Es ist erstaunlich, zu was für verschiedenartigen Organen und Constructionen die Pflanze ihre Zellen auszubilden und zu gebrauchen weiß. Anfänglich haben alle Zellen eine gleichförmige Beschaffenheit, wie sie unsere Fig. 3 *A* darstellt. An gewissen Stellen des Pflanzenkörpers behalten die Zellen auch dauernd diese Beschaffenheit; es ist dies der Zustand, in welchem dieselben der Vermehrung durch Theilung fähig sind. Solche Zellen dienen dem Ganzen allein dadurch, dass sie beständig neue Zellen durch Theilung erzeugen und so den Zuwachs der Pflanze besorgen. Aber aus den Zellen, die an solchen Bildungsherden erzeugt werden, gehen nun die verschiedenartigsten Zellformen hervor. Diejenigen, welchen die Aufgabe zufällt, wasserlösliche Stoffe durch osmotische Processe aus der Umgebung aufzusaugen oder innerhalb der Pflanze weiter zu leiten, schaffen sich durch ansehnliche Erweiterung ihres Lumens unter Dünnbleiben ihrer Zellhaut und ihres Primordialschlauches einen möglichst geräumigen Saftraum, der also viel lösliche Stoffe auf einmal beherbergen und sie leicht durch Osmose an benachbarte Zellen abgeben kann, wie wir es an den Wurzelhaaren und an den Zellen der Rinde und des Markes der Wurzeln, Stengel, Blattstiele etc. beobachten. Viele Zellen der dem Lichte ausgesetzten Pflanzentheile haben die specielle Function, die aus der Luft absorbirte

Kohlensäure unter der Einwirkung der Lichtstrahlen zu organischer Substanz zu assimiliren: sie thun dies mittelst eigener Apparate, nämlich mittelst des aus dem Protoplasma sich bildenden Chlorophylls; sie besitzen daher außer einem ziemlich großen Saftraum nur noch eine Menge grüner Chlorophyllkörper, in welche sich der größte Theil ihres Protoplasmas verwandelt hat, und welche in den anderen Pflanzenzellen vollständig fehlen. Handelt es sich darum, werthvolle Pflanzenstoffe als Vorrath für spätere Bedürfnisse einstweilen aufzuspeichern, so erweitern die Zellen meist unter Dünnbleiben ihrer Membranen wiederum ihr Lumen so sehr als möglich, und darin lagern sich meist in unlöslicher Form die betreffenden Stoffe ab, oft in solcher Menge, dass der Zellenraum damit schließlich ganz vollgepfropft erscheint, wie es z. B. bei der Aufspeicherung von Stärkemehlkörnern, von Aleuronkörnern, von Fett etc. in den Zellen der Samen, der Knollen, Wurzelstöcke etc. während der Vegetationsruhe der Fall ist. Bei den Landpflanzen tritt, je größer und höher der Körper über dem Erdboden sich in die Luft erhebt, um so stärker das Bedürfniss auf, allen diesen Theilen beständig das nöthige Wasser aus dem Erdboden zuzuleiten, da die Blätter ununterbrochen von ihrem Wasser durch Transpiration an die Atmosphäre verlieren. Für diese Wasserleitung construirt sich die Pflanze aus Zellen eigenthümliche lange feine Röhren (die sogenannten Gefäße), aus welchen das Protoplasma verschwindet und deren Membranen durch kunstvolle Einrichtungen die Herstellung eines allezeit wegsamen Rohres für das Aufsteigen von Wasser bewirken. Durch alle diese Bildungen würde aber für die Festigung des Pflanzenkörpers und für seinen Schutz nach außen noch nicht gesorgt sein. Diesen Zweck erreicht die Pflanze aber ebenfalls, indem sie wieder anderen Zellen eine hierzu schickliche Ausbildung ertheilt. Hier ist es die Membran, als der eigentlich feste Theil der Zellen, welcher eine bevorzugte Entwickelung erhält, indem sie sich außerordentlich verstärkt, vielfach auch durch chemische Veränderungen vortheilhafte Eigenschaften annimmt, während zugleich auch die Form der Zelle in zweckentsprechender Weise sich ändert. So wird die Biegungsfestigkeit, welche die Landpflanzen mit ihren hohen Halmen und Stengeln und in höchstem Grade die baumartigen Gewächse beanspruchen, durch ein ganz besonderes Zellgewebe, nämlich durch das Holz und den Bast erzielt. Diese Gewebe bestehen aus Zellen von enger, aber langer faserförmiger Gestalt, welche zwischen einander greifen und fest mit einander verkittet sind (und deren Membranen in hohem Grade dick geworden, während Protoplasma und sonstige Inhaltsbestandtheile aus diesen Zellen ganz verschwunden sind; ja nicht selten wird der größte Theil des Innenraumes durch die Verdickungen der Zellwände ausgefüllt, so dass diese Zellen nur durch ihre festen Membranen wirken; somit stellt das Holz- und Bastgewebe das feste Gerüst dar, welches die übrigen weichen Gewebe stützt, dem Ganzen Festigkeit und Elasticität verleiht, etwa vergleichbar den Knochen im thierischen Körper. In sehr vortheilhafter Weise wird endlich auch die Druckfestigkeit, wie überhaupt der Schutz gegen mechanische Verletzungen

von außen durch schützende harte und zähe Umhüllungen bewerkstelligt, welche wiederum der besonderen Ausbildung von Zellen ihre Entstehung verdanken, wie beim Kork, Periderm, bei der Borke, den Samenschalen, den harten Kernen von Früchten etc., wo überall die Zellen unter besonderen zweckentsprechenden Formen durch eine eigenthümliche Ausbildung der Zellwände die nöthige Festigkeit und Stärke erlangen, während ihr Protoplasma, sobald die Zellwand jene Eigenschaften angenommen hat, verschwindet. So entstehen also Gebilde, die sogar den Charakter von Zellen ganz verloren haben, den eigentlich lebendigen Theil, das Protoplasma, nicht mehr besitzen und allein durch die todte Membran den Lebenszwecken dienen.

Wenn wir uns also im Folgenden mit der Morphologie der Pflanzenzelle näher befassen wollen, so werden wir nie vergessen dürfen, dass die Zellen überall unter dem Einflusse des mächtigen Factors, den die Anpassung an bestimmte Lebensbedürfnisse darstellt, uns vor Augen treten, und dass es eigentlich unmöglich ist, die Zellen von dieser ihnen schon erblich inhärenten Beeinflussung befreit zu beobachten. Von der Anpassung unabhängige allgemeingültige innere Gesetze der Zellenmorphologie werden sich daher nur mit Vorsicht und nur in beschränkter Zahl herausfinden lassen.

§ 2. **Das Protoplasma.** Nachdem bereits im Vorausgehenden die Bedeutung des Protoplasmas als des eigentlichen lebendigen Leibes der Zelle hinreichend hervorgehoben worden ist, soll hier noch das Nöthige mitgetheilt werden über seine chemische und physikalische Beschaffenheit, über seine Structur und seine Bewegungen, während wir seinen treuen und unveräußerlichen Begleiter, den Zellkern, im nächsten Paragraphen kennen lernen werden.

Das Protoplasma besteht wesentlich aus Eiweißstoffen, welche mit Wasser gemengt sind, und enthält auch geringe Quantitäten unverbrennlicher Stoffe (Asche). Wahrscheinlich sind verschiedene Eiweißstoffe an dem Aufbau des Protoplasmas betheiligt; allein von einer Unterscheidung und Bestimmung derselben im Protoplasma kann gegenwärtig noch keine Rede sein. Wir werden dieser Frage in der Physiologie im Kapitel von den Stoffbildungen näher zu treten haben.

Die Eiweißnatur des pflanzlichen Protoplasmas ergiebt sich unzweideutig aus den mikrochemischen Reactionen, die wir allgemein an diesem Gebilde hervorrufen können. Es muss jedoch noch ausdrücklich betont werden, dass diese Reactionen, da sie sich eben nur auf todte Eiweißsubstanz beziehen, auch an dem Protoplasma im lebenden Zustande im allgemeinen nicht stattfinden, sondern erst, sobald der Tod des Protoplasmas eingetreten ist, der allerdings in der Regel auch sehr bald erfolgt, nachdem man Durchschnitte durch Pflanzentheile behufs mikroskopischer Untersuchung ihrer Zellen angestellt oder nachdem man gewisse Reagentien auf die Zelle hat einwirken lassen. Die nachbenannten Reactionen beziehen sich gleichmäßig auf das Protoplasma, wie auf den Zellkern, die besonderen Reactionen des letzteren werden wir unten näher kennen lernen. Verdünnte Kalilösung, in welcher die Zellmembran intact bleibt, löst das Protoplasma unter Aufquellen und vollständiger Zerstörung seiner Form auf und macht es homogen durchsichtig. In concentrirter

Schwefelsäure färbt sich das Protoplasma rosenroth, zerfließt aber endlich unter Verschwinden der Farbe. Behandelt man es zuerst mit Salpetersäure und nach Auswaschen der letzteren durch Wasser mit Kalilösung, so färbt es sich tief gelb. Die dunkelviolette Färbung, welche es mit einer Lösung von Kupfervitriol und nachheriger Behandlung mit Kali annimmt, beschränkt sich eigentlich nur auf das Protoplasma junger Zellen, namentlich derjenigen der Vegetationspunkte der Wurzeln und Stengel. Ebensowenig allgemein zuverlässig ist die rothe Färbung mit dem Millonschen Reagens (salpetersaures Quecksilber) und die purpurrothe mit Alloxan. Sehr charakteristisch aber ist das Verhalten des todten Protoplasmas gegen Farbstofflösungen. Aus wässerigen Lösungen sowohl von allerhand natürlichen Farbstoffen (aus Blüthen, Früchten oder Wurzeln) als auch von künstlichen Farben, wie namentlich von Anilinkörpern (Anilinblau, Fuchsin, Eosin etc.) nimmt es verhältnissmäßig mehr Farbstoff als Lösungsmittel in sich auf; es tingirt sich damit, d. h. die ganze Substanz färbt sich viel intensiver als die dargebotene Lösung. Ebenso wirken Auflösungen von Jod in Wasser, in Jodkaliumlösung, in Chlorzink-Jodkaliumlösung, in Alkohol u. dgl.; das Protoplasma nimmt darin eine gelbe bis braune Färbung an, welche gesättigter ist als die der Lösung selbst. Alle diese Reactionen sind auch für die verschiedenen echten Eiweißstoffe, wie Albumin, Fibrin, Casein charakteristisch. Durch Erwärmung auf mehr als 50° C. wird das wasserreiche Protoplasma getödtet, indem es wie Eiweiß gerinnt, trüb und starr wird; auch verdünnte Säuren, Alkohol und andere wasserentziehende Mittel wirken in dieser Weise.

Das Protoplasma enthält aber wohl immer noch verschiedene andere Stoffe gelöst oder in feinster Vertheilung, die aber nicht als ihm selbst angehörig zu betrachten sind. Dies kann uns nicht Wunder nehmen, da wir sehen werden, dass von dem lebenden Protoplasma gar viele stoffliche Productionen ausgehen, wie die Bildung der Zellmembran, die Erzeugung von Chlorophyll, von Stärkemehl, von Fetten etc., und wie auch die Bildung neuen Eiweißes aus einfacherem Material und die Rückbildung von Eiweiß in einfachere Verbindungen im Protoplasmakörper sich vollzieht. Meistens sind die fremden Beimengungen in gelöster Form, also unsichtbar im Protoplasma vorhanden; die alkalische Reaction, welche lebendes Protoplasma zeigt, mag von solchen nicht näher bekannten Stoffen herrühren. Aber nicht selten erscheinen auch sehr zahlreiche äußerst feine Körnchen darin, welche wahrscheinlich aus kleinen Fetttröpfchen bestehen. Sehr häufig findet man das Protoplasma farblos, homogen, körnchenfrei, und in diesem Zustande haben wir es wohl relativ noch am reinsten vor uns. Aber in manchen Zellen ist es mit feinen Körnchen, bisweilen auch mit gefärbten Stoffen so überladen, dass man die eigentliche hyaline Grundsubstanz nicht mehr unterscheidet, wie z. B. bei vielen Sporen und Pollenkörnern, sowie an den Plasmodien der Myxomyceten. Es ist darum auch nicht zu verwundern, dass Reinke in den Plasmodien von Aethalium septicum nicht weniger als 27 verschiedene Verbindungen nachweisen konnte; aber es wäre ein Irrthum, wenn man dieselben alle für Bestandtheile des eigentlichen Protoplasmas halten wollte. Diese Verschiedenwerthigkeit der im Protoplasma vereinigten Stoffe hat Hanstein dadurch hervorheben wollen, dass er den Namen Protoplasma nur für das active, lebensthätige Eiweiß gelten ließ und die wechselnden Beimengungen verschiedener bildungsfähiger Stoffe darin mit dem Ausdrucke Metaplasma belegte.

Die Consistenz des Protoplasmas ist in verschiedenen Zellen und selbst bei demselben Protoplasmakörper zu verschiedenen Zeiten sehr variabel. In erwachsenen, aber lebhaft thätigen Zellen macht es gewöhnlich äußerlich den Eindruck einer Flüssigkeit, in jüngeren noch in Vermehrung begriffenen Zellen erscheint es mehr als eine weiche, teigartige, unelastische Masse, und in ruhenden Zellen, wie besonders in denjenigen der Embryonen und des Endosperms trockener reifer Samen, sogar steif und brüchig. Alle diese Zustände rühren wesentlich von der Quantität des aufgenommenen Wassers her und wechseln daher mit dieser. Der Wassergehalt des Protoplasmas steht auch mit der Lebensthätigkeit desselben in innigem Zusammenhange; denn die letztere ist, solange das Protoplasma der Zellen des ruhenden Samens sein Wasser größtentheils verloren hat, so gut wie ganz unterbrochen und beginnt erst wieder, sobald beim Quellen der Samen größere Mengen Wassers aufgenommen werden. So groß aber auch der Wassergehalt des Protoplasmas werden mag, das letztere darf doch nie als eine Flüssigkeit betrachtet werden; die Vorstellung einer bloßen Auflösung von Eiweißstoffen in Wasser oder einer Vermengung beider erschöpft das Wesen des Protoplasmas nicht; man hat sich dieses vielmehr als ein lebendiges, mit eigenartigen inneren Kräften und dementsprechend mit innerer und äußerlicher Veränderlichkeit ausgestattetes Gebilde vorzustellen.

Von der Gestalt des Protoplasmakörpers im Ganzen ist schon in § 1 die Rede gewesen. Wir haben dort gesehen, dass er in jungen Zellen einen, den ganzen Zellraum erfüllenden, massiven Körper darstellt, in größer gewachsenen Zellen aber in seinem Inneren Vacuolen mit Zellsaft zeigt. Die Zahl der Vacuolen vermehrt sich, indem sich dieselben theilen. Auch vergrößern sich die Vacuolen, so dass zwischen ihnen das Protoplasma nur noch in Form von Fäden, Strängen oder Platten stehen bleibt, welche verzweigt sind und unter sich im Zusammenhange stehen, wodurch das Protoplasma mehr oder weniger ein schaumartiges Aussehen bekommt. Zuletzt ist in vielen erwachsenen Zellen das Protoplasma, weil es an Masse nicht entsprechend zugenommen hat und weil die Vacuolen zu einem einzigen großen, die ganze Zelle ausfüllenden Saftraum zusammengetreten sind, nur noch als ein dünner Sack, der sogenannte Primordialschlauch, auf der Innenseite der Zellwand ausgebreitet. Wie es aber eine ausnahmslose Regel ist, dass in lebenden Zellen das Protoplasma jeder Zeit in unmittelbarer Berührung mit der Zellmembran sich befindet, so sehen wir auch in diesem Zustande den Primordialschlauch nicht selten so dünn, dass er direct gar nicht sichtbar ist, gleich einer dünnen Tapete die Zellhaut innen auskleiden, sogar in alle Vertiefungen derselben, wie namentlich in die Tüpfel und Tüpfelkanäle der Membran sich einsenken. Wasserentziehende Mittel, die das Protoplasma zur Contraction veranlassen (Fig. 8, S. 16), machen dasselbe dann oft erst sichtbar, indem es sich von der Zellhaut zurückzieht.

Unabhängig von diesen Gestaltsverhältnissen des ganzen Protoplasmakörpers zeigt derselbe in seiner Masse eine innere Differenzirung.

Diese macht sich zunächst dadurch geltend, dass ganz allgemein eine äußere, freilich sehr dünne Schicht von hyaliner, wie es scheint festerer

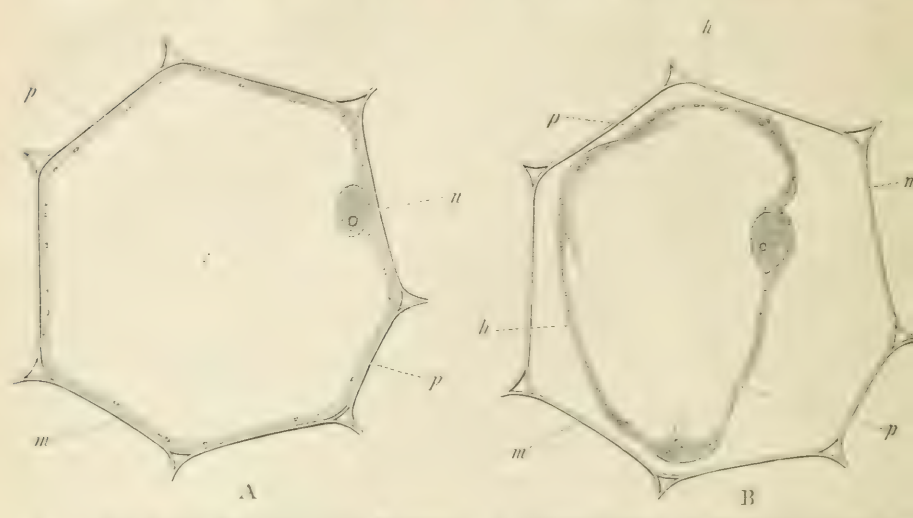


Fig. 8. Zelle aus dem Mark eines jungen Maisstengels. *A* im frischen Zustande, wo das Protoplasma *p* als ein geschlossener Sack inwendig der Zellmembran *m* anliegt und den großen Saftraum *s* einschließt: bei *n* der Zellkern. *B* im plasmolysirten (mit Glycerin behandelten) Zustande, wo der Protoplasmasack *p*, indem ein Theil des Wassers aus dem Saftraum austritt, sich contrahirt und von der Zellmembran *m* zurückzieht. An den mit *h* bezeichneten Stellen sieht man deutlich die Begrenzung des Protoplasmasackes nach außen und innen durch eine Hyaloplasmaschicht.

Beschaffenheit die innere, gewöhnlich mehr trübe, anscheinend fein granulirte Masse umgiebt, doch so, dass beide in innigster Continuität bleiben und ohne scharfe Grenze in einander übergehen. Die erstere wird als Hautschicht oder nach PFEFFER als Hyaloplasma, die letztere nach STRASBURGER als Körnchenplasma oder nach NÄGELI als Polioplasma bezeichnet. Nackte Protoplasmakörper, wie die Plasmodien der Myxomyceten, manche Schwärmsporen, lassen die Hautschicht bei hinreichender Vergrößerung als hyalinen Saum erkennen. Aber auch an den in Zellen eingeschlossenen Protoplasmakörpern muss eine solche Hautschicht angenommen werden, wenn sie auch nicht immer direct gesehen werden kann, und zwar an allen Begrenzungsflächen, sodass also auch jede Vacuole in einem soliden Protoplasmakörper, ebenso jeder durch den Saftraum hinlaufende Protoplasmastrang, sowie auch die Innenseite des den Saftraum umschließenden Protoplasmasackes von einem Hyaloplasma begrenzt wird. Es macht den Eindruck, als wenn die Hautschicht nichts anderes wäre als die reine körnchenfreie Grundsubstanz des Protoplasmas selbst, die auch den übrigen Körper darstellt, nur dass sie dort mit Körnchen durchsetzt ist. Aus dieser Vorstellung würde sich die Annahme ergeben, dass die hyaline Grundsubstanz selbst an jeder freien Begrenzungsfläche des Protoplasmas als körnchenfreie Hautschicht auftritt, und dabei scheint sie auch eine etwas dichtere Beschaffenheit als die wasserreichere, leichter bewegliche innere Substanz anzunehmen. Für diese

Annahme spricht besonders auch das Verhalten, welches die Protoplasmakörper zeigen, wenn sie aus geöffneten Zellen frei ins Wasser heraustreten, wie man dies besonders an den Protoplasmamassen beobachtet, welche aus verletzten Schläuchen von Vaucheria in Wasser austreten (Fig. 9). Oft runden sie sich sogleich zu Kugeln ab, wobei man die



Fig. 9. Protoplasma von Vaucheria terrestris; *B—G* verletzte Schläuche, aus denen das Protoplasma langsam in das Wasser austritt, in aufeinanderfolgenden Zuständen in Zwischenräumen von etwa 5 Minuten, *a* eine sich abtrennende Protoplasmakugel, vacuolenbildend und endlich (in *F*) zerfließend; *b* ein Zweig des Protoplasmas, der die Masse *b'* absondert, welche in *D* sich isolirt, in *F* zerfließt; *c* und *c'* verhält sich ähnlich. *G* zeigt die weiteren Veränderungen des Theiles *c''* in *F*. *A* ein frisch ausgetretener, sphärisch abgerundeter Protoplasmaklumpen mit der hyalinen Hautschicht und mit Chlorophyllkörnern. Nach SACHS.

Chlorophyllkörner im Innern liegen und die Kugel von einem hyalinen Protoplasma als Hautschicht umhüllt sieht. Nicht selten aber zeigt das ausgetretene Protoplasma eine Zeitlang amöbenartige Bewegung, indem es seine Umrisse ändert, wohl auch Theile sich von ihm abtrennen, und wobei oft große Vacuolen in ihm auftreten, während aber immer eine dichtere, festere Hautschicht alle diese Partien nach außen begrenzt, bis sie endlich unter Undeutlichwerden der Hautschicht zerfließen, also offenbar absterben. Auch im Innern intacter Zellen isoliren sich mitunter Theile des Protoplasmas in Form von kugeligen Portionen, deren jede eine nahezu ebenso große Vacuole einschließt, die daher von einer dünnen

Protoplasmahaut umgeben erscheint: es sind dies die besonders in Zellen des Fleisches beerenartiger Früchte so häufig vorkommenden sogenannten „Saftbläschen".

Andererseits müssen wir aber im Protoplasma eine feinere Structur annehmen, wozu wir eben durch das granulirte Aussehen des Körnchenplasmas gezwungen werden. Wenn es auch oft kleine im Protoplasma vertheilte Oeltröpfchen sein mögen, welche dieses Aussehen bedingen, so sind es doch auch in vielen Fällen unzweifelhaft kleine Formelemente des Protoplasmas selbst, da sie die gleichen Reactionen wie Eiweiß zeigen. Wie man sich aber eigentlich diese Structur vorzustellen hat, darüber sind die Ansichten getheilt, und das ist bei der Kleinheit dieses Objectes ein schwer zu lösendes Problem. HANSTEIN nahm an, dass es sich um kleine, isolirt in der Grundmasse des Protoplasmas liegende, stärker lichtbrechende Körnchen handelt, welche er als Mikrosomen bezeichnete. Diese Structur mag wohl in manchen Fällen zutreffend sein; aber sehr häufig ist es unverkennbar, dass die Trübung des Protoplasmas hervorgebracht wird durch eine große Menge winziger Vacuolen, welche Wasser oder eine schwächer lichtbrechende Protoplasmasubstanz enthalten. Der Wahrheit nahekommend scheint mir die Auffassung von SCHMITZ, wonach in jüngeren Zellen das Protoplasma fein punktirt erscheint und in älteren Zellen diese Punktirung entweder erhalten bleibt oder sich in ein Gerüstwerk von meist netzförmig zusammenhängenden Fibrillen umwandelt. Diese Bilder hat der genannte Beobachter allerdings an durch Pikrinsäure gehärtetem und getödtetem Materiale gewonnen und es kann daher zweifelhaft erscheinen, ob sie dem lebenden Zustande des Protoplasmas entsprechen. Indessen besteht diese, wie sie treffender bezeichnet werden möchte, Schwammstructur thatsächlich auch an lebenden dem Protoplasma angehörigen oder von ihm abstammenden Gebilden, wie wir beim Zellkern und bei den Chlorophyllkörpern finden werden. Bei sehr starken Vergrößerungen sieht man hier, dass die Substanz in ihrer Structur genau entspricht einem Schwamm, dessen feste Masse von feinen unter sich zusammenhängenden Kanälchen regellos durchsetzt ist, so dass dieselbe eben wie ein netz- oder schwammartiges Gerüst erscheint, nur dass die Kanälchen nicht als hohl, sondern als aus weicherer, minder lichtbrechender Masse bestehend vorgestellt werden müssen. Bei schwächerer Vergrößerung kann naturgemäß auch diese Structur den Eindruck einer Granulirung machen. Ein ganz ähnliches Bild muss sich auch ergeben, wenn die stärker lichtbrechende Substanz die Form von Fäden hat, die zu einem Knäuel dicht verschlungen sind.

Eine der auffallendsten Erscheinungen des lebenden Protoplasmas ist seine Bewegung. Mit jedem Wachsthum und der damit zusammenhängenden Gestaltsänderung der Zellen ist natürlich schon eine Verschiebung der Theile des Protoplasmas verbunden; doch geschieht diese gewöhnlich viel zu langsam, als dass sie sich direct verfolgen ließe. Viel raschere und bei starken Vergrößerungen sogar rapid erscheinende

Bewegungen finden mehr oder weniger unabhängig vom Wachsthum in bereits ausgebildeten Zellen vielfach statt. Wir können folgende Formen der Bewegungen des Protoplasmas unterscheiden: A) **Ortsbewegungen nackter, außerhalb von Zellen lebender Protoplasmakörper.** 1. Die Schwärmbewegung der Schwärmsporen und Spermatozoiden. Diese bei vielen Kryptogamen vorkommenden, zur Fortpflanzung beziehentlich zur Befruchtung dienenden Protoplasmagebilde, welche ihre Mutterzellen verlassen und im Wasser frei umherschwimmen, ändern dabei ihre Form nicht, sind aber mit besonderen Bewegungsorganen ausgestattet, nämlich mit sehr lebhaft schwingenden sogenannten Cilien, welche als sehr feine Protoplasmafäden zu betrachten sind; diese versetzen durch ihre Bewegungen den ganzen Körper in eine Rotation um die Längsachse und zugleich in eine fortschreitende Bewegung im Wasser. — 2. Die Amöbenbewegung, die wir bei den Amöben und Plasmodien der Myxomyceten beobachten. Diese nackten Protoplasmakörper zeigen lebhafte Veränderungen ihrer äußeren Umrisse, wobei sie auf einen feuchten festen Körper gestützt wie fließend oder kriechend, und zwar nicht selten ihrer Schwere entgegengesetzt in aufsteigender Richtung sich fortbewegen. Die Umrisse ändern sich dabei ohne bestimmte Gesetzmäßigkeit; hier oder da fließt die Masse rascher vorwärts, um an anderen Punkten sich zurückzuziehen; da und dort streckt sich ein Fortsatz aus und andere werden wieder eingezogen, und unter diesem Spiel rückt die ganze Masse langsam weiter. Innerhalb der Hauptmasse sowie der Fortsätze derselben findet eine strömende Bewegung statt, was an dem Körnchenplasma deutlich wahrzunehmen ist, indem dieses nach den Fortsätzen hin und in diese einströmt und aus den im Einziehen begriffenen Fortsätzen wieder in die Hauptmasse zurückfließt. — B) **Bewegungen des Protoplasmas innerhalb der Zellhaut.** In sehr vielen Zellen, die so weit erwachsen sind, dass der Protoplasmakörper einen Saftraum umschließt, wo aber auch nicht der Zellraum mit geformten festen Inhaltsbestandtheilen erfüllt ist, befindet sich das Protoplasma in Bewegung. Je nach der Art derselben unterscheidet man: 3. Rotation, wenn die ganze Masse des einen Saftraum einschließenden Protoplasmas an der Zellwand wie ein in sich selbst geschlossener Strom sich hinbewegt. Besonders schön zeigen diese Bewegung viele Wasserpflanzen; so die großen röhrenförmigen Zellen der Stengel- und Blattglieder der Characeen, die Blattzellen von Vallisneria, Elodea etc., die Wurzelhaare von Hydrocharis. 4. Circulation, in solchen Zellen, wo von dem wandständigen Protoplasma aus durch den Saftraum hindurch nach dem den Zellkern umhüllenden Protoplasma Stränge und Fäden hinlaufen. Hier strömen nicht bloß die einzelnen Protoplasmastränge in verschiedenen Richtungen, theils nach dem Zellkern hin, theils von ihm hinweg, sondern es finden auch Umlagerungen der ganzen Protoplasmamasse statt, indem bald hier bald dort Anhäufung oder Verminderung des Wandbeleges, Wanderungen des kernhaltigen Klumpens, Lagenveränderung der Protoplasmastränge, Auftreten neuer, Verschwinden vorhandener Stränge,

selbst periodische Richtungsumkehrung der Strömung eines und desselben Stranges eintreten. Diese Form der Bewegung findet sich bei niederen wie bei höheren Pflanzen, bei letzteren besonders häufig in den Haaren der oberirdischen Organe, aber auch nicht selten in Zellen innerer Gewebe.

Bei der Rotation und der Circulation des in Zellen eingeschlossenen Protoplasmas ist wahrscheinlich die äußerste an der Zellhaut liegende Hautschicht desselben an der Bewegung nicht betheiligt, sondern der übrige, wasserreichere und darum eben flüssigere und leichter bewegliche Theil desselben, dieser aber auch in seiner ganzen Masse, wie man aus der Mitbewegung der in ihm enthaltenen feinen Körnchen schließen muss, durch die überhaupt die Bewegung erst sichtbar wird. Ja bei der Rotation werden oft sogar relativ große Einschlüsse des Protoplasmas, wie der Zellkern und die Chlorophyllkörner durch den Strom mit fortgeführt.

So finden wir in den rechteckigen Zellen der nur aus 2 Zelllagen bestehenden Blätter der Wasserpflanze Elodea canadensis (Fig. 10) einen einfachen Saftraum,

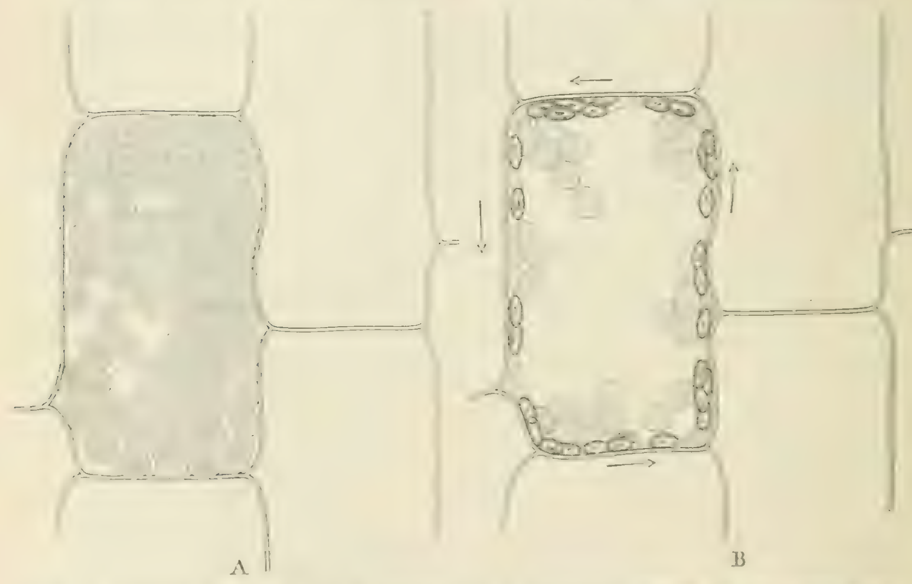


Fig. 10. Zelle des Blattes von Elodea canadensis, in *A* unmittelbar nachdem das Blatt abgeschnitten worden ist. Die Chlorophyllscheiben liegen großentheils unter der Außenwand, alle unbeweglich, Protoplasmabewegungen sind nicht wahrzunehmen. *B* dieselbe Zelle etwa 3 Stunden später; ein großer Theil des Protoplasmas nebst den Chlorophyllscheiben hat sich von der Außenwand nach den Seitenwänden zurückgezogen und ist daselbst in eine Rotation gerathen, deren Richtung durch die Pfeile angegeben wird. Die jetzt sichtbar gewordene Hinterwand der Zelle zeigt einige in Ruhe liegende Chlorophyllscheiben. Die Nachbarzellen, welche alle sich ebenso verhalten, sind hier ohne Inhalt gezeichnet.

den ein Protoplasmasack umkleidet. Merkwürdiger Weise lässt sich hier im unverletzten Zustande des Blattes keinerlei Bewegung wahrnehmen; hat man aber die Blätter abgeschnitten oder zerstückelt, so tritt in den unter solchen Umständen oft noch tagelang im Wasser fortlebenden Zellen eine sehr lebhafte Rotation des Protoplasmas auf. Ein soeben abgeschnittenes Blatt, unter dem Mikroskop betrachtet, zeigt die scheibenförmigen Chlorophyllkörner in einer einfachen Schicht gleichmäßig unter der nach außen gekehrten Zellwand unbeweglich angeordnet, einige liegen wohl auch an der Hinterwand, aber keine an den Seitenwänden, also an denjenigen Wänden, durch welche die Zelle mit ihren Nachbarn in Verbindung steht. Man kann nun

direct verfolgen, wie binnen etwa einer Stunde das Bild sich ändert: allmählich kommt in die Chlorophyllkörner Unruhe, sie rücken eines nach dem andern an die Seitenwände, und man kann bemerken, dass in dem an der Außenwand befindlichen Protoplasma sich kleine Strömchen bilden, durch welche nicht nur ein großer Theil des Protoplasmas, sondern eben auch die darin liegenden Chlorophyllkörner nach den Seiten der Zelle hin wandern. Gleichzeitig geräth nun das in einer ziemlich dicken Schicht auf den Seitenwänden angesammelte Protoplasma sammt allen Chlorophyllkörnern, welche es einschließt, in eine rotirende Bewegung um die ganze Zelle, an welcher in der Regel auch der Zellkern theilnimmt, und welche nun ohne Unterbrechung fortdauert. Es ist aber nicht das gesammte Protoplasma, welches in Rotation gerathen ist, denn die jetzt allerdings ganz von Chlorophyllkörnern entblößte Außenwand ist noch immer von der Hautschicht und einer ganz dünnen ruhenden Lage von Protoplasma bekleidet, denn durch Einwirkung wasserentziehender Reagentien zieht sich der geschlossene Protoplasmasack von den Zellwänden zurück.

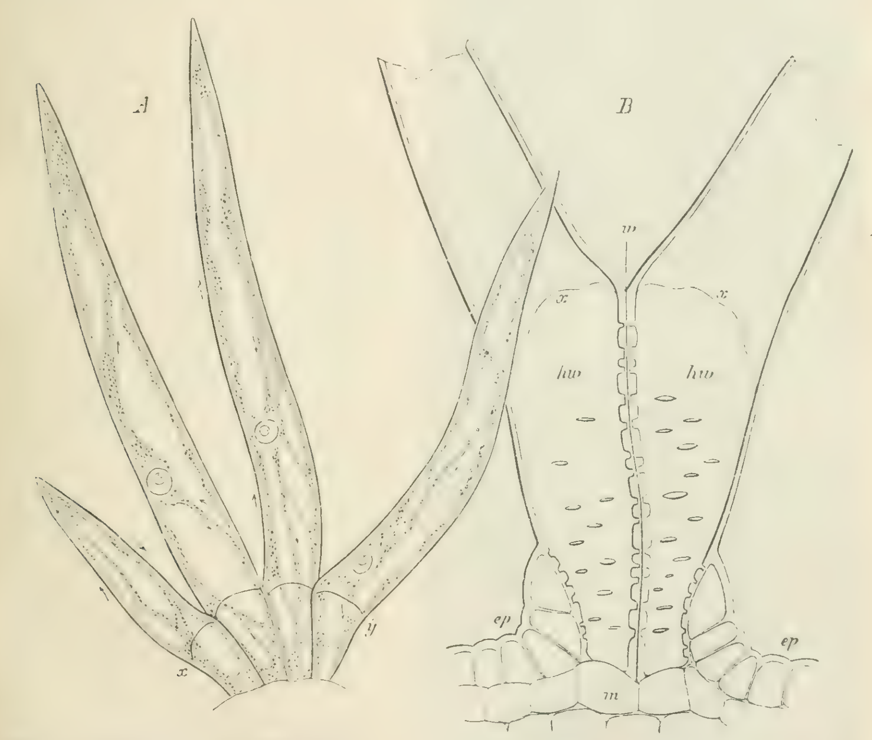


Fig. 11. *A* Sternhaar vom Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea; am Protoplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmastränge, welche in strömender Bewegung begriffen sind, wie es die Pfeile andeuten. — *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines erwachsenen Sternhaares, den Bau der Zellwand zeigend. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

Anders erscheint die Rotation des Protoplasmas in den großen chlorophyllhaltigen röhrenförmigen Zellen der Characeen. Hier ist sie jederzeit, auch im unverletzten Zustande der Pflanze vorhanden. Wie gewöhnlich folgt sie auch hier dem längsten Wege um die Zelle. Dass die einzelnen Schichten des Protoplasmasackes sich in der Beweglichkeit sehr ungleich verhalten, ist hier ganz besonders anschaulich. Die zunächst unter der Hautschicht liegende Partie des Protoplasmas, in welcher die Chlorophyllkörner angeordnet sind, ist an der Bewegung unbetheiligt. Die

Chlorophyllkörner liegen hier in einer einfachen Schicht nebeneinander und befinden sich vollkommen in Ruhe. Nur die weiter nach innen liegenden Protoplasmaschichten sind in Rotation begriffen, die besonders dadurch wahrnehmbar wird, dass in der sehr wasserreichen, ganz hyalin erscheinenden Grundmasse wasserärmere dichtere Portionen in Form rundlicher kleinerer und größerer Klumpen schwimmen, welche passiv mit fortgeschwemmt werden. Die Strömung ist auch nächst der ruhenden Wandschicht am schnellsten und wird nach innen immer langsamer; daher überstürzen sich die Kugeln, welche in dem dünnen Protoplasma schwimmen, weil sie mit verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche in Schichten von verschiedener Geschwindigkeit eintauchen. Es ist bemerkenswerth, dass die Chlorophyllkörner der Stromrichtung entsprechend in der ruhenden Schicht in Längsreihen angeordnet sind, und dass die sogenannten Interferenzstreifen, d. s. schmale von Chlorophyllkörnern entblößte Streifen, die Linie bezeichnen, wo der auf- und der absteigende Theil des rotirenden Protoplasmas neben einander in entgegengesetzter Richtung hinlaufen, wo somit Ruhe herrscht.



Fig. 12. Zelle eines Haares vom jungen Kelche einer Kürbis, im optischen Längsschnitt; das Protoplasma zeigt zahlreiche Stränge und Fäden, welche alle in lebhafter Strömung sind und scheibchenförmige Chlorophyllkörner, an einer Stelle links auch einen Krystall enthalten. In der Mitte der Zelle ein Protoplasmaklumpen, welcher den Zellkern umschließt. Nach Sachs.

Zwischen der Rotation und der Circulation mehr die Mitte haltend erscheint eine Form der Protoplasmaströmung, welche in Haaren von Landpflanzen (Brennhaare von Urtica, Sternhaare von Althaea rosea, Staubfadenhaare von Tradescantia) vorkommt (Fig. 11, S. 21). Der Protoplasmakörper ist auch hier auf einen Sack reducirt, der einen großen Saftraum umschließt; aber er besitzt nach innen vorragende netzartig vertheilte Leisten, deren Substanz nach verschiedenen Richtungen hin strömt. Der Zellkern wird dabei entweder auch mit fortgeführt, oder er liegt in Ruhe und die Ströme bewegen sich besonders nach ihm hin und von ihm weg.

Die eigentliche Circulation ist in solchen Zellen zu beobachten, wo auch der Saftraum von Protoplasmasträngen durchsetzt ist, in denen der Zellkern in der Mitte des Zellraumes gleichsam aufgehängt erscheint (Zellen von Spirogyra, Haare von Cucurbita etc.). Die hier in Strömung begriffenen Protoplasmastränge und dünnen Protoplasmafäden

verbinden den gewöhnlich in einen Klumpen von Protoplasmasubstanz eingehüllten Zellkern mit dem die Zellhaut auskleidenden Protoplasmasack (Fig. 12). Dieses oft reich gegliederte System von Stromfäden entsteht in der jungen noch unerwachsenen Zelle durch die gewöhnliche Bildung von Vacuolen, wodurch das Protoplasma in Stränge und Lamellen gesondert wird. Aber bei dem weiteren Wachsthum der Zelle und der damit zusammenhängenden Ausdehnung und Verschiebung des Protoplasmas findet auch eine Umgestaltung in der Form und Lage dieser Stränge statt, und besonders treten auch neue Stromfäden auf, so dass das System derselben immer reicher wird. Die Entstehung solcher neuen Stränge darf man sich nicht so vorstellen, als wüchsen sie wie Zweige mit einem freien Ende aus dem übrigen Protoplasma hervor. Vielmehr erheben sich aus dem peripherischen Protoplasma und aus den dickeren Strängen leistenförmige Partien und lösen sich endlich davon ab, wobei aber gleich von Anfang an beide Enden des neuen Stranges mit dem übrigen Protoplasmakörper verbunden sind und bleiben. Ebenso verschwinden einzelne Stromfäden, indem sie beide Enden mit anderen Partien in Verbindung behaltend mit diesen verschmelzen. Die Stränge und Fäden sind hier nun in einer oft sehr lebhaften Strömung, wie man an den sehr kleinen, dem Protoplasma eingestreuten Körnchen verfolgen kann; selbst größere Körperchen, wie Chlorophyllkörner, welche weit aus dem Strange hervorragen, scheinen wie auf der Oberfläche des Stranges sich fortzuschieben, müssen aber doch einer sehr dünnen Schicht von Protoplasma eingebettet sein, durch welche sie in Bewegung gesetzt werden. Innerhalb eines oft sehr dünnen Stranges gleiten nicht selten die Körnchen in entgegengesetzten Richtungen hin.

Am Protoplasma hat man zwei Zustände, den lebenden und den todten Zustand, zu unterscheiden. Durch alle auf lebende Wesen überhaupt tödtlich wirkende Agentien wird auch das Protoplasma aus dem ersteren in den letzteren übergeführt, also durch allerhand Flüssigkeiten, welche durch ihren chemischen Charakter oder durch wasserentziehende Wirkung schädlich sind, ferner durch abnorme Temperaturen, also sowohl Erwärmung auf mehr als 50° C. als auch Abkühlung auf weit unter 0°, endlich auch durch mechanische Störungen, namentlich Druck oder Verletzung der Zellen. Beim Uebergang in den todten Zustand ändern sich die Eigenschaften des Protoplasmas in vielen Beziehungen höchst auffallend. Es vermindert sein Volumen, indem es sich contrahirt und dabei mehr oder minder die charakteristischen Gestaltsverhältnisse verliert; besonders zieht es sich von der Zellwand zurück, was namentlich da, wo es einen dünnen Protoplasmasack darstellte, sehr auffallend ist. Die Contraction beruht überhaupt darauf, dass das sterbende Protoplasma einen Theil seines Wassers verliert, und im letzteren Falle tritt auch der Zellsaft wegen der größer gewordenen Filtrationsfähigkeit des todten Protoplasmas für Wasser durch das letztere nach außen. Nicht selten liegt daher das todte Protoplasma als ein unförmlicher Klumpen im Innern der noch safterfüllten Zelle. Die Bewegungen, wo solche vorhanden waren, sind im todten Zustande vollständig sistirt. Auch die feinere Structur des Protoplasmas ändert sich, es wird trüber, indem eine grössere Menge feiner Körnchen sich ausscheidet, oder eine Schwammstructur hervortritt, was besonders da sehr auffallend ist, wo das Protoplasma im lebenden Zustande fast homogen erscheint; das todte Plasma macht den Eindruck der Gerinnung. Endlich sind auch die Reactionen des lebenden Protoplasmas gegen chemische Reagentien wesentlich andere als die des todten.

Es wurde schon oben hervorgehoben, dass die dort angegebenen Reactionen sich eigentlich nur auf das todte Protoplasma beziehen. Besonders bemerkenswerth ist das veränderte Verhalten gegen Farbstofflösungen. Lebendes Protoplasma tingirt sich in Lösungen verschiedener Farbstoffe nicht; es nimmt daraus wohl Wasser, aber keinen Farbstoff auf. Darum sehen wir auch in lebenden Zellen mit farbigem Zellsaft das Protoplasma und den Zellkern ganz ungefärbt; es können auch in unmittelbarer Nachbarschaft von Zellen mit farbigem Zellsaft solche mit farblosem Safte liegen, weil das lebende Protoplasma den Farbstoff nicht durch sich hindurchgehen lässt, ihn also in der Zelle zurückhält. Mit dem Tode des Protoplasmas ändert sich dieses Verhalten sogleich; dasselbe nimmt jetzt den Farbstoff in sich auf, lässt die Lösung desselben durch sich hindurchdiffundiren, ja es absorbirt allmählich mehr von dem Farbstoffe als von dem Lösungsmittel und tingirt sich also viel intensiver als die Lösung war. In ähnlicher Weise ändern sich im Tode die diosmotischen Eigenschaften des Protoplasmas auch gegen andere gelöste Stoffe. In der Physiologie werden wir auf diese wichtigen Eigenschaften des Protoplasmas zurückkommen.

Literatur. H. v. Mohl, Botan. Zeitg. 1844, pag. 273, und 1855, pag. 689. — Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855, pag. 274. — Nägeli, Ueber den Primordialschlauch. Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer. Heft I. — Brücke, Wiener akad. Berichte 1861, pag. 408. — Max Schultze, Ueber das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Leipzig 1863. — De Bary, Die Mycetozoen. Leipzig 1864. — Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Hanstein, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Botan. Abhandl. Bd. IV. Heft 2. — Das Protoplasma. Heidelberg 1880. — Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Botan. Zeitg. 1868. — Schmitz, Ueber die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Verh. d. naturh. Vereins d. preuß. Rheinl. u. Westf. 1880, pag. 159. — Strasburger, Studien über das Protoplasma. Jenaer Zeitschr. f. Naturw. 1876, pag. 395. — Reinke, Die chemische Zusammensetzung des Protoplasma von Aethalium septicum. Unters. aus d. botan. Labor. d. Univ. Göttingen. Heft 2. — Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. — Frank-Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pfl. V. 1. Heft. 1887. — Went, Vermehrung der Vacuolen durch Theilung. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIX. 1888, pag. 295.

§ 3. Der **Zellkern** oder Nucleus (Cytoblast nach Schleiden) ist ein fast allgemein vorhandener Theil des Protoplasmakörpers einer jeden Zelle. Stets im Protoplasma eingebettet und auch in chemischer Beziehung diesem wenigstens insofern verwandt, als er wesentlich aus Eiweißstoffen besteht, bildet er doch ein charakteristisch geformtes, vom Protoplasma scharf abgegrenztes besonderes Organ, welches bis zu einem gewissen Grade seine eigene Entwickelung besitzt und nach den neueren Ansichten der Träger überaus wichtiger Lebensthätigkeiten ist. Er erscheint als ein rundlicher, scharf begrenzter Körper, welcher von dem übrigen Protoplasma durch etwas stärkere Lichtbrechung unterschieden ist. In jungen Gewebezellen (Fig. 3) nimmt er meist einen großen Theil des Zellraumes ein und hat eine der Kugelgestalt sich nähernde Form; sehr bald erreicht er seine bleibende Größe und wird sogar später wieder

allmählich etwas kleiner; niemals ist sein Wachsthum dem der Zelle proportional; darum ist in ausgewachsenen Zellen sein Volumen gegen das der ganzen Zelle verschwindend klein. Hier ist seine Gestalt gewöhnlich etwas länglichrund und besonders da, wo er in einem sehr dünnen Protoplasmasack liegt, mehr plattgedrückt scheibenförmig, in sehr langen schmalen Zellen sogar langgestreckt. Immer bleibt er von Protoplasmamasse umhüllt, und wenn die Zelle von Protoplasmafäden durchzogen ist, sieht man den Zellkern gewöhnlich von einem mehr oder weniger großen Protoplasmaklumpen eingeschlossen (Kerntasche nach HANSTEIN), von welchem die Protoplasmafäden ausgehen, so dass der Nucleus im Zellraume wie aufgehängt erscheint.

Bei der Wichtigkeit, die man gegenwärtig dem Zellkern zuschreibt, hat die Frage, wie weit derselbe im Pflanzenreiche verbreitet ist, ein besonderes Interesse gewonnen. In manchen Fällen war seine Auffindung mit Schwierigkeiten verbunden, weshalb früher sein Vorkommen bei vielen niederen Pflanzen geleugnet wurde. Je mehr man aber jetzt durch besondere Tinctionsmethoden ihn nachzuweisen gelernt hat, desto geringer ist die Zahl der Fälle geworden, wo kein Zellkern zu finden ist.

Die Tinctionsmethoden beruhen darauf, dass die Eigenschaft der protoplasmatischen Gebilde gewisse Farbstoffe in sich aufzuspeichern bei den Zellkernen größer ist als bei dem Protoplasma, weshalb die Zellkerne in Lösungen solcher Farbstoffe sich viel schneller färben und beim Auswaschen die Farbstoffe länger zurückhalten. Da dies aber, wie wir oben gesehen haben, nur an todten Protoplasmagebilden gelingt, so muss die Zelle zuvor durch geeignete Reagentien getödtet werden. Man benutzt dazu am besten absoluten Alkohol oder concentrirte Pikrinsäure, 1 % Chromsäure oder 1 % Osmiumsäure, weil diese Mittel die Objecte härten und zugleich am wenigsten verändernd auf die Structur des Protoplasmakörpers einwirken. Als gute Tinctionsmittel haben sich erwiesen: Hämatoxylin, Carmin, Fuchsin, Safranin, Eosin, Methylgrün, Gentianaviolett und andere Farbstoffe. Doch geben nicht alle diese Mittel bei jeder Pflanze gleich gute Resultate, und es muss oft die geeignetste Härtungs- und Tinctionsmethode ausprobirt werden.

Bei den Gefäßpflanzen hat man gegenwärtig den Zellkern in den verschiedensten Organen der Pflanze, und zwar in allen Zellen, soweit in ihnen Lebensthätigkeiten oder stoffbildende Processe im Gange sind, nachgewiesen. Selbst in den Bastzellen und in den Elementen des trachealen Systemes sind Zellkerne, wenigstens solange als noch Membranverdickungen, also Lebensprocesse, stattfinden, zusammen mit Resten von Protoplasma gefunden worden. Und im Holze hat SCHORLER in den stärkebildenden Zellen, also in Holzparenchym- und Markstrahlzellen noch im 85. Jahrring Zellkerne beobachtet. Nach TREUB und nach EMIL SCHMIDT kommen auch in den Milchröhren zahlreiche Kerne vor. Nur in den ausgebildeten Siebröhren sind dieselben von keinem Beobachter bisher nachgewiesen worden.

Auch bei den Moosen sind die Zellkerne auch im lebenden Zustande leicht nachweisbar und denen der höheren Pflanzen sehr ähnlich.

Aber bei den Algen und Pilzen haben sich, wiewohl schon vor längerer Zeit NÄGELI auch für diese Pflanzen das allgemeine Vorkommen eines Zellkernes als höchst wahrscheinlich bezeichnet hatte, in lebenden Zellen bis jetzt doch nur für beschränkte Fälle Zellkerne beobachten lassen. Erst SCHMITZ und STRASBURGER gelang es durch Anwendung der Tinctionen bei Algen und Pilzen in zahlreichen Fällen zellkernähnliche Bildungen nachzuweisen; speciell sind bei den Characeen von JOHOW, bei vielen Hymenomyceten von ROSENVINGE solche Gebilde beobachtet worden. Jedoch nur bei wenigen Thallophyten sind dieselben den Zellkernen der höheren Pflanzen ähnlich; so besonders bei Spirogyra und in den Sporenschläuchen der Ascomyceten. Meist

sind sie weit kleiner, ja in manchen Fällen liegen sie schon an der Grenze der Leistungsfähigkeit unserer dermaligen mikroskopischen Hülfsmittel, so dass es zweifelhaft ist, ob man hier echte Zellkerne und nicht nur Körnchen von Protoplasma vor sich hat; denn die bloße Zweitheilung, die an diesen Gebilden mehrfach beobachtet worden ist, haben dieselben auch mit anderen Bildungen des Protoplasmas gemein; und von der charakteristischen Structur der echten Zellkerne lässt sich wenigstens bei so kleinen Objecten nichts erkennen. Die vermeintlichen Zellkerne sind allerdings auch hier in kleineren Zellen, wie z. B. in den Sporen etc., einzeln oder doch in beschränkter Zahl vorhanden; aber gewöhnlich steigt ihre Zahl in riesenhaften Zellen, wie solche bei Siphoneen und Phycomyceten vorkommen, ungeheuer, bis in die Millionen, und dabei sind sie eben außerordentlich klein und nur an tingirtem Material erkennbar. Bezüglich der Phycochromaceen und Schizomyceten aber sind die Beobachter beinahe einstimmig in der Annahme, dass hier bislang nichts zu finden ist, was irgendwie als Zellkern gedeutet werden könnte.

Der Zellkern weicht auch in stofflicher Beziehung vom Protoplasma ab, indem er neben eigentlichen Eiweißstoffen wesentlich Nucleïn enthält, welches durch den Gehalt an Phosphor, durch Unverdaulichkeit im Magensaft, durch Quellbarkeit in 10% Kochsalzlösung und durch Löslichkeit in Kalilauge von den echten Eiweißstoffen sich unterscheidet. Auch besitzen die Nucleïne ein starkes Farbstoffspeicherungsvermögen, worauf die Tinctionen des Zellkernes beruhen. ZACHARIAS, der diese Eigenschaften näher geprüft hat, bezeichnet mit REINKE als Plastin die verdaulichen echten Eiweißstoffe, welche den wesentlichen Bestandtheil des Zellprotoplasmas und auch einen Theil des Kernes ausmachen, während MIESCHER beide Bestandtheile als lösliches und schwerlösliches Nucleïn unterschied.

An Zellkernen, welche deutlich und unzweifelhaft als solche sich ausweisen, ist eine feinere Structur zu beobachten. Und zwar tritt eine solche schon am ruhenden, d. h. noch nicht in Theilung begriffenen Kern hervor. Sehr auffallend und direct erkennbar sind die Kernkörperchen oder Nucleolen, rundliche Gebilde, welche wegen stärkerer Lichtbrechung im Innern des Kernes scharf hervortreten und gewöhnlich einzeln oder auch zu zwei, selten in größerer Anzahl in einem Zellkern vorhanden sind. ZACHARIAS zeigte, dass die Nucleolen kein Nucleïn enthalten; FRANK-SCHWARZ gab der noch ungenügend bekannten Substanz den Namen Pyrenin. Auch ihre Bedeutung ist noch ganz in Dunkel gehüllt. Mitunter sind sie in älteren Zellkernen nicht mehr nachweisbar. Neuerdings hat man nun aber auch in der Substanz des Kernes selbst, zuerst bei thierischen Zellen, dann auch an pflanzlichen Kernen eine feinere Structur wahrgenommen, wie uns vorzüglich die Beobachtungen FLEMMING's, STRASBURGER's, GUIGNARD's, HEUSER's und Anderer gelehrt haben. Diese Structurbilder können freilich nur durch geeignete Tinctionsmittel, also am getödteten Zellkern, sichtbar gemacht werden; es ist darum auch noch ungewiss, ob dieselben dem lebenden Zustande entsprechen oder erst durch die Präparationsmittel hervorgebracht sind. Durch die Tinctionen tritt nämlich ein System sehr zarter Fäden, die zu einem feinen Netzwerk verbunden sind, hervor, indem dieselben sich stärker als die übrige Substanz des Kernes tingiren, oder z. B. mit Safranin oder Gentianaviolett

allein gefärbt werden (vgl. Fig. 13 A, S. 29). Man hat diese als Kerngerüst und die die Maschen desselben ausfüllende weniger tinctionsfähige Substanz als Kernsaft bezeichnet, während FRANK-SCHWARZ jene als Linin, diese als Paralinin unterscheidet, ohne dass man jedoch etwas näheres über die chemischen Eigenschaften beider wüsste. In den Fäden des Kerngerüstes hat man, zunächst an thierischen Zellen, wiederum zwei Substanzen unterschieden, nämlich eine stark tinctionsfähige in Form von Kügelchen — Chromatinkugeln —, welche einer weniger oder nicht tingirbaren Grundmasse eingebettet sind. Auch diese beiden Elemente haben sich in pflanzlichen Kernen nachweisen lassen und sind von STRASBURGER als Nucleo-Mikrosomen und als Nucleo-Hyaloplasma bezeichnet worden. Nach ZACHARIAS enthält das Kerngerüst das Nucleïn, zugleich aber auch Plastin, während die chemische Natur des Kernsaftes noch unbekannt ist. Bisweilen lässt sich auch deutlich eine wenn auch zarte Kernmembran (Amphipyrenin nach FRANK-SCHWARZ) wahrnehmen, welche die scharfe Abgrenzung des Kernes zu bedingen scheint, vielleicht aber nur ein Theil des Protoplasmas ist, da sie sich nur mit solchen Tinctionsmitteln färbt, welche auch auf das Protoplasma wirken, wie z. B. mit Hämatoxylin. In ganz vereinzelten Fällen kommen in Zellkernen eingeschlossen auch Proteïnkrystalle vor, die wir unten auch als anderweitige Inhaltsbestandtheile von Zellen noch kennen lernen werden.

Nicht bloß mit jeder Vermehrung der Zellen ist, wie wir unten bei der Betrachtung der Entstehung der Zellen sehen werden, eine Vermehrung der Kerne verbunden, sondern es tritt eine solche nicht selten auch unabhängig von der Zelltheilung ein, wie die häufigen Fälle von vielkernigen Zellen beweisen. Es muss gegenwärtig, dank der umfassenden Untersuchungen FLEMMING's, STRASBURGER's und SCHMITZ' als sicher gelten, dass alle Vermehrung der Zellkerne auf Theilung bereits vorhandener Kerne beruht und dass die frühere Annahme der Neubildung von Kernen durch directe Differenzirung aus dem Protoplasma ein Irrthum war, der dadurch hervorgerufen worden, dass die Veränderungen, welche der Kern bei der Theilung erleidet, der Beobachtung entgingen und die Täuschung eines Verschwindens und Wiedererscheinens der Kerne veranlassten. Verhältnissmäßig selten findet eine directe Kerntheilung statt, indem der vorhandene Kern ohne weiteres sich in die Länge streckt und dann sich in der Mitte immer mehr verdünnt, so dass ein feines Verbindungsstück zwischen beiden Kernhälften entsteht und zuletzt zerreißt; dies kommt besonders in älteren Parenchymzellen, Bastzellen und Milchröhren der Phanerogamen, sowie in den Zellen der Characeen vor, welche dadurch vielkernig werden. Der gewöhnlichste Vorgang der Kerntheilung aber, wie er besonders bei jeder Zelltheilung, außerdem aber auch in nicht sich theilenden Zellen, namentlich in den Embryosäcken der Phanerogamen vorkommt, ist die indirecte Kerntheilung oder sogenannte Karyokinese, und es ist höchst bemerkenswerth, dass darin zwischen den thierischen und den pflanzlichen Kernen die größte Aehnlichkeit besteht. Dieser Theilungsmodus ist besonders

dadurch charakterisirt, dass der Kern nicht ohne weiteres in die Tochterkerne zerfällt, sondern dass dabei in den feineren Structurelementen, die wir im ruhenden Kern kennen gelernt haben, eine eigenthümliche Umlagerung erfolgt, in Folge deren sich verschiedene aufeinander folgende Kernfiguren ergeben. Dieselben sind daher durch die erwähnten Tinctionsmethoden am deutlichsten sichtbar zu machen. Am besten eignen sich zu diesen Beobachtungen die in dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von Fritillaria imperialis und anderer Pflanzen vorhandenen Zellkerne, weil die Kerntheilung hier von oben nach unten fortzuschreiten pflegt und man also gleichzeitig alle Stadien neben einander sieht. Die Nucleolen verschwinden bereits in den ersten Stadien der Karyokinese und bilden sich erst in den Tochterkernen wieder; dasselbe gilt auch von der Kernmembran, und deshalb ist während der Theilungsstadien eine scharfe Abgrenzung zwischen Kern und Protoplasma nicht zu sehen. Besonders ist es das durch die Tinctionsmittel intensiv sich färbende Kerngerüst, welches während der Theilung charakteristische Metamorphosen erleidet, die man als die chromatische Kernfigur bezeichnet hat, während auch die weniger tinctionsfähige Kernsubstanz gewisse Umlagerung zeigt, die achromatische Kernfigur. In der Metamorphose der ersteren unterscheidet FLEMMING folgende 5 successive Stadien, welche durch unsere Fig. 13 erläutert werden sollen: 1. die Knäuelform oder das Spirem. Aus dem Kerngerüst des ruhenden Kernes A entsteht, indem die netzförmigen Fäden desselben ihre Anastomosen aufheben und sich gleichmäßig verdicken, ein einziger zusammenhängender Faden, der Kernfaden, der in spiraligen oder unregelmäßigen Windungen ein Knäuel bildet, wobei auch die Chromatinkugeln deutlicher hervortreten (B). 2. die Sternform oder der Aster. Der Kernfaden wird immer kürzer und dicker und zerfällt in eine Anzahl ungefähr gleichlanger Fadenstücke, welche in der Nähe des einen Endes eingeknickt sind (C) und sich durch Drehung so orientiren, dass das kürzere Stück in die Aequatorialebene (welche die künftigen Tochterkerne von einander trennt) fällt, das längere mehr gegen die Pole hin gerichtet ist (D). In diesem Stadium wird auch die achromatische Kernfigur sichtbar in Form feiner Fäden, welche vom Aequator aus nach den Polen hin sich zusammenneigen und dem ganzen Kern eine Spindelform (Kernspindel) geben, weshalb sie Spindelfasern genannt werden. 3. die Umlagerungsfigur oder Metakinese. Wie FLEMMING zuerst an thierischen Zellen, GUIGNARD dann auch allgemein für pflanzliche Zellen constatirte, findet jetzt eine Längsspaltung der Kernfadenstücke in je 2 Fäden (E und F) und ein Hinüberwandern je einer Fadenhälfte nach jedem sich bildenden Tochterkerne hin statt (G). Es wird dadurch augenscheinlich eine sehr gleichmäßige Vertheilung der chromatischen Substanz des Mutterkernes auf die beiden Tochterkerne bewirkt. Dieser Process bereitet sich meist schon in dem vorhergehenden Stadium vor, indem die Kernfäden sich etwas bandartig verbreitern (D) und eine farblose Längszone in ihrer Mitte auftreten lassen (E), welche die Linie bezeichnet,

in der schließlich die Längsspaltung der Fäden erfolgt (F). Schon vor jeder Andeutung dieser Spaltung erscheinen jetzt die Chromatinkugeln, welche zuerst in einer Reihe angeordnet waren, in zwei Reihen in jedem Faden. 4. die **Sternform der Tochterkerne** oder der **Diaster**.

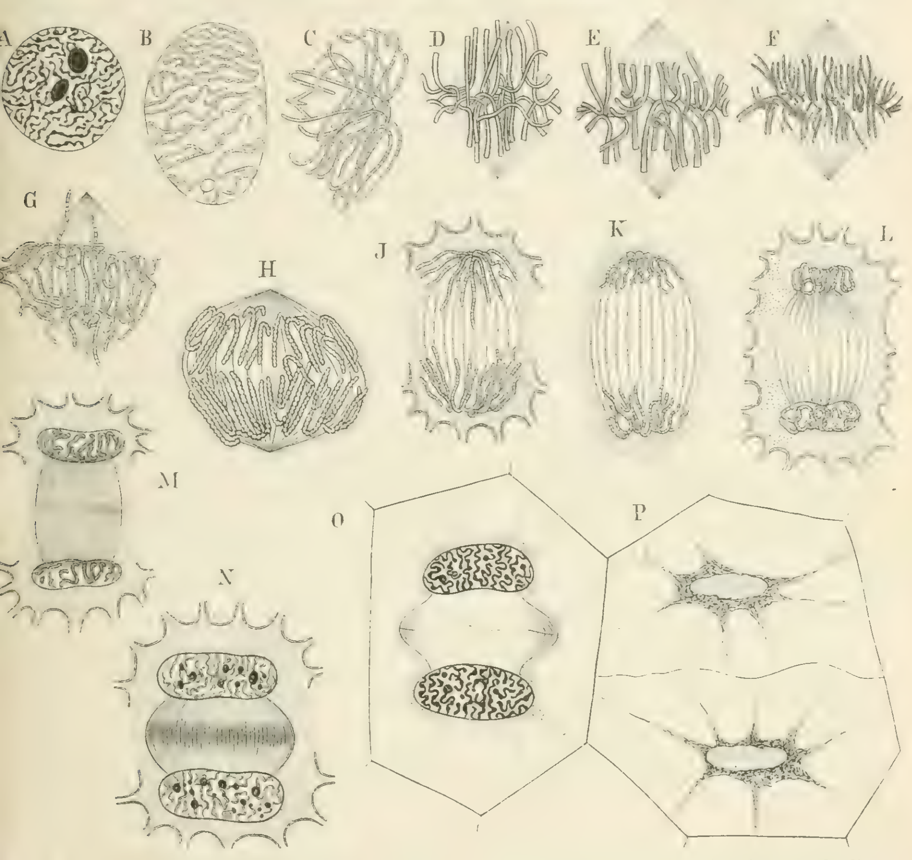


Fig. 13. Die aufeinanderfolgenden Stadien der Kerntheilung. Die Erläuterung der einzelnen Stadien ist im Texte gegeben. Bei *O* und *P* die Bildung der neuen Zellmembran bei der Zelltheilung zwischen den beiden Tochterkernen. *O* zeigt in der Aequatorebene der karyokinetischen Kernfigur die Zellplatte, aus welcher, nachdem die Kerntonne bis an die Membran der Mutterzelle sich erweitert hat, die neue Cellulosemembran entsteht, wie *P* zeigt. Nach von STRASBURGER gütigst überlassenen Originalzeichnungen.

Während die Spindelfasern ziemlich unverändert erhalten bleiben, rücken jetzt, indem sie an jenen hingleiten, die getrennten Kernfadenhälften immer weiter aus einander den Polen zu (H und J), wobei ihre dem Aequator zugekehrten Enden sich gerade strecken. Dieses ist der Anfang der Bildung der Tochterkerne, denn an dieses Stadium schließt sich unmittelbar 5. die **Tochterknäuelform** oder das **Dispirem**, indem die Fadenstücke ihre nach dem Aequator hin gerichteten Enden einziehen und sich wellig krümmen (K), so dass nun an jedem Pole ein Fadenknäuel entsteht (L). Aus diesem geht alsbald das Kerngerüst des Tochter-

kernes hervor, indem der Kernfaden immer feiner wird und durch Anastomosenbildung in die Netzform sich umwandelt (M und N). Zugleich bildet sich auch eine neue Kernmembran, es treten wieder Nucleolen auf, und die Tochterkerne sind fertig (N). Bis zu diesem Zeitpunkte aber bleiben noch die Spindelfasern zwischen den beiden Kernen tonnenförmig ausgespannt (Kerntonne) und bekommen nun alle in der Gegend des Aequators knotenförmige Verdickungen. Aus den letzteren bildet sich, wenn auf die Kerntheilung Zelltheilung folgt, die neue Cellulosemembran (O und P), wie wir unten sehen werden; andernfalls verschwinden sie zuletzt mit den Spindelfasern wieder. Dass auch das Protoplasma bei der Karyokinese in eine gewisse Mitleidenschaft gezogen wird, erkennt man schon daraus, dass es in der Umgebung des sich theilenden Kernes mitunter eine strahlenförmige Structur zeigt, wobei die Strahlen ungefähr nach den Polen der Kernspindel gerichtet sind. Manche Forscher nehmen an, dass die Spindelfasern selbst nicht dem eigentlichen Kern angehören, sondern aus dem Protoplasma während der Karyokinese gebildet werden, was namentlich dadurch wahrscheinlich wird, dass sie erst nach Auflösung der Kernmembran sich zeigen und erst nach der Vollendung der Tochterkerne wieder verschwinden, wobei sie im Protoplasma aufzugehen scheinen. Dagegen stellt ZACHARIAS eine Betheiligung des Zellenprotoplasmas an der Bildung der Spindelfasern in Abrede.

Andererseits kann auch eine Verschmelzung der Zellkerne eintreten, was hauptsächlich an Fortpflanzungszellen vorkommt, namentlich bei der Vereinigung der Sexualzellen, wie wir in der Lehre von der Fortpflanzung noch näher sehen werden.

Dass der Zellkern eine wichtige Bedeutung im Leben der Zelle haben muss, kann bei seiner allgemeinen Verbreitung und seinem überall gleichen charakteristischen Verhalten bei Pflanzen wie Thieren nicht zweifelhaft sein. Worin aber seine Function besteht, lässt sich bis jetzt noch nicht beantworten. Bis in die neuere Zeit schrieb man ihm eine wichtige Rolle bei der Zelltheilung zu, eben weil seine eigene Theilung bei diesem Processe mitspielt. Und weil ja hierbei immer von der Substanz des Mutterkernes ein Theil auf die Tochterkerne übertragen wird, so glauben Manche in ihm den Träger der Vererbung zu sehen. Diese letztere Hypothese hat deshalb viel Verlockendes, weil durch sie die Vererbung stofflich erklärbar erscheinen würde. Die gleichmäßige Uebertragung sogar der feineren Structurelemente vom Mutterkern auf die beiden Tochterkerne, wie sie in der Spaltung der Kernfäden und in dem Ueberwandern der gespaltenen Hälften auf die beiden Tochterkerne thatsächlich beobachtet ist, scheinen dieser Ansicht eine weitere Stütze zu geben und haben sogar zu der Hypothese geführt, dass die eigentlichen Träger der erblichen Qualitäten die Chromatinkugeln des Kernfadens seien, und dass in der Halbirung derselben und in der Ueberführung der einen Hälfte auf jeden Tochterkern der Zweck der Karyokinese liege. Seitdem man aber Kerntheilungen vielfach auch unabhängig von Zelltheilungen beobachtet und in ungewöhnlich großen Zellen auch oft die Zellkerne in großer Anzahl

angetroffen hat, glauben manche Autoren, die Function des Zellkernes mehr in stofflichen Bildungsthätigkeiten suchen zu müssen. So sind SCHMITZ und STRASBURGER der Ansicht, dass die Thätigkeit des Zellkernes in der Neubildung von Eiweißsubstanz bestehen möchte. Dagegen scheint eine Beobachtung von KLEBS dahin zu deuten, dass der Zellkern eine Beziehung zur Membranbildung hat. An Zygnema-Zellen, deren Protoplasmakörper durch Plasmolyse in zwei Stücke zerfallen war, welche beide fortlebten, wie die Bildung von Stärke am Lichte bewies, umkleidete sich doch nur dasjenige Stück mit einer neuen Membran, welches den Zellkern enthielt. Doch will neuerdings PALLA Zellhautbildung auch an kernlosen Theilen des Protoplasmas von Pollenschläuchen etc. beobachtet haben.

Literatur. NÄGELI, Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen. NÄGELI und SCHLEIDEN's Zeitschr. f. wiss. Bot. I. — FLEMMING, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882. — STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1880. — Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. — Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena 1888. — Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1884. — Das botanische Praktikum. Jena 1884. — SCHMITZ, Ueber die Zellkerne der Thallophyten. Verh. des naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. 1879 u. 1880. — Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. der Naturf. Ges. zu Halle 1879. — GUIGNARD, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. VI. T. 17. — Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Daselbst T. 20. — HEUSER, Beobachtungen über Zellkerntheilung. Botan. Centralbl. 1884. — ZACHARIAS, verschiedene Artikel über den Zellkern in Botan. Zeitg. 1881 Nr. 11, 1882 Nr. 37, 1883 pag. 209, 1885 pag. 257, 1887 pag. 218, 1888 pag. 33, 437. — TREUB, Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux. Arch. Néerl. T. XV. — E. SCHMIDT, Ueber den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren. Botan. Zeitg. 1882 Nr. 27—28. — SCHORLER, Untersuchungen über die Zellkerne der stärkeführenden Zellen des Holzes. Jena 1883. — JOHOW, Die Zellkerne von Chara foetida. Botan. Zeitg. 1881 Nr. 45. — ROSENVINGE, Sur les noyaux des Hyménomycètes. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. VII. T. III. — KLEBS, Ueber das Wachsthum plasmolysirter Zellen. Tagebl. d. 59. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte. Berlin 1886 und Biolog. Centralbl. 1887 pag. 161. — BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. — WENT, Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887 pag. 247. — PALLA, Zellhautbildung und Wachsthum kernlosen Protoplasmas. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889 pag. 330.

§ 4. **Die Farbstoffkörper oder Chromatophoren.** In vielen Pflanzenzellen kommen bestimmt geformte farbige Körperchen vor, auf deren Vorhandensein die Farben der meisten Pflanzentheile beruhen. Das im Gewächsreiche so allgemein verbreitete Grün, die bunten Farben vieler Blüthen und Früchte und auch die Färbungen vieler Thallophyten rühren von dem Auftreten solcher Farbstoffkörper her, während farblose oder weiße Pflanzentheile in ihren Zellen keine solchen Körperchen erkennen lassen. Das Gemeinsame aller Chromatophoren, gleichgültig welche Farbe sie besitzen, ist, dass sie geformte Theile des Protoplasmakörpers der Zelle darstellen, welche durch einen Farbstoff tingirt sind. Jeder Chromatophor besteht demnach aus mindestens zwei Stoffen: dem Farbstoff und dem protoplasmatischen Träger desselben; jener lässt sich durch geeignete Lösungsmittel, wie Alkohol, Aether, Benzin, Chloroform,

ätherische Oele u. dergl. ausziehen, und es bleibt dann die protoplasmatische Grundsubstanz unverändert in Form und Größe zurück. Die letztere erweist sich dadurch als ein scharf begrenztes individualisirtes Gebilde der Zelle. Jedoch sind alle Chromatophoren stets dem Protoplasmakörper eingebettet und erscheinen daher ähnlich wie die Zellkerne immer nur als Organe des Protoplasmas, einer selbständigen Existenz unfähig. In jungen Zellen sind häufig den Chromatophoren ähnliche, aber farblose Gebilde vorhanden, aus welchen sich später die Farbstoffkörper entwickeln oder welche auch dauernd farblos bleiben, wenn die Zelle überhaupt keine Farbstoffe bildet. Man nennt dieselben jetzt nach der von SCHIMPER und STRASBURGER eingeführten Bezeichnung Leukoplasten und darnach die grünen, d. h. chlorophyllhaltigen Chromatophoren, welche gemeiniglich Chlorophyllkörper genannt werden, Chloroplasten, dagegen alle anders als grün gefärbten Chromoplasten.

I. Die Chlorophyllkörper oder Chloroplasten sind durch den Gehalt an grünem Chlorophyllfarbstoff charakterisirt und, wie schon erwähnt, die Ursache der so allgemeinen grünen Farbe der Pflanzen. Es ist auch sehr bemerkenswerth, dass diese Gebilde bei sämmtlichen Phanerogamen, Gefäßkryptogamen und Moosen und selbst bei sehr vielen Algen in ihrer Beschaffenheit die größte Uebereinstimmung zeigen. Denn sie erscheinen hier überall in Form flacher Scheiben von ziemlich runder Gestalt, deren gewöhnlich sehr viele in einer Zelle enthalten sind und welche dem sackförmigen Protoplasmakörper so eingelagert sind, dass sie in einer einfachen Schicht eines neben dem andern stehend alle ihre Breitseite nach der Zellmembran hin, also nach außen kehren. Weil sie also hier wie grüne Körner in dem farblosen Körper der Zelle aussehen, nannte man sie schon von jeher Chlorophyllkörner, wiewohl mit Rücksicht auf ihre Gestalt die Bezeichnung Chlorophyllscheiben zutreffender wäre. Sie sind nämlich, wenn sie keine fremden, ihre eigene Gestalt verändernden Einschlüsse enthalten, meistens verhältnissmäßig sehr dünn, was man sehr deutlich erkennt, wenn man die Zelle im optischen Querschnitt einstellt, wo die Chlorophyllscheiben im Profil zu sehen sind; in der Flächenansicht der Zellwand dagegen sieht man sie von ihrer Breitseite, die in der Regel einen rundlichen oder länglichrunden Umriss hat; nur wenn die Chlorophyllscheiben sehr dicht neben einander liegen, können sie durch Abplattung mehr polyedrisch werden (Fig. 14). Bei den Selaginellen kommen nur wenige verhältnissmäßig große Chlorophyllkörner in der Zelle vor; und das Lebermoos Anthoceros enthält in jeder Zelle nur einen einzigen großen Chlorophyllkörper, welcher zugleich den Zellkern einschließt. Eine große Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Chloroplasten herrscht aber unter den Algen. Die höheren Algenformen, wie die Characeen, Vaucheria etc. haben bereits die für die höheren Gewächse zur Regel gewordene rundliche Scheibenform; bei vielen anderen Algen kommen zwar auch isolirte scheibenförmige Chlorophyllkörper in Mehrzahl in einer Zelle vor, aber dieselben haben oft spindelförmige oder zackige oder gelappte Umrisse; wieder bei anderen Algen bilden sie

lange flache Bänder, meist mit zackigen Rändern, welche im wandständigen Protoplasma liegen und bald gerade gestreckt und durch kurze Querbänder mit einander verbunden sind, wie bei Oedogonium, bald schraubig gewunden erscheinen, wobei die Windungen wenige bis viele Male den Umfang der Zelle umlaufen können, wie bei Spirogyra (Fig. 15, S. 34). Die Zygnema-Arten sind durch zwei sternförmige Chloroplasten ausgezeichnet, die in der Mitte der Zelle schwebend durch den etwas gestreckten Zellkern in Verbindung mit einander stehen und sich in eine große Anzahl zum Theil verzweigter zarter Strahlen fortsetzen, welche nach dem protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle hin sich ausdehnen (Fig. 16, S. 34). Bei Mesocarpus hat der Chlorophyllkörper die Form einer den Innenraum der Zelle durchsetzenden und in zwei Hälften theilenden ebenen Platte, bei Closterium u. a. diejenige von mehreren im Querschnitte der Zelle als Stern erscheinenden Lamellen. Aehnlich gestalteten Farbstoffkörpern begegnen wir bei den Diatomaceen. Dagegen haben die einfachsten Algenformen, wie die Palmellaceen, die Schwärmsporen, desgleichen die Flechtengonidien einen einzigen großen Chlorophyllkörper, indem hier fast der ganze Protoplasmakörper, mit Ausschluss der Hautschicht und des Zellkernes, grün gefärbt ist. Nur bei den Phycochromaceen, wo auch der Zellkern fehlt, ist von differenzirten Chromatophoren keine Rede, denn hier tingirt der



Fig. 14. *A* Eine Zelle aus dem Palissadengewebe des grünen Mesophylls eines Blattes von Vicia faba, mit Chlorophyllscheiben, welche in einer Schicht in dem wandständigen Protoplasma liegen, an den Berührungsseiten sich gegenseitig abplatten, bei *n* den Zellkern zwischen sich haben. Die am Rande der Zelle liegenden Chlorophyllscheiben, welche in Profilansicht zu sehen sind, zeigen ihre scheibenförmig platte Gestalt. An dem gegen die Epidermis *e e e* gekehrten Ende der Zelle befinden sich weniger Chlorophyllscheiben. *B* Einige Chlorophyllscheiben stärker vergrößert, mit deutlichen kleinen Stärkekörnchen (Assimilationsstärke) im Innern. *C* Eine Chlorophyllscheibe im Wasser liegend, die Substanz aufgequollen unter Vacuolen- und Netzbildung; die Stärkekörnchen unverändert. *D* Stückchen einer Chlorophyllscheibe bei sehr starker Vergrößerung genau gezeichnet, die schwammförmige Structur der Substanz zeigend.

Farbstoff den gesammten Protoplasmakörper gleichmäßig. Wo man aber sonst bei höheren Pflanzen in vereinzelten Fällen formloses Chlorophyll zu sehen glaubte, d. h. wo es schien, als wenn das Protoplasma selbst ganz oder in unbestimmter Ausdehnung sich grün tingire, wie z. B. in den äußeren Zellen am Lichte liegender und dadurch grün werdender Kar-

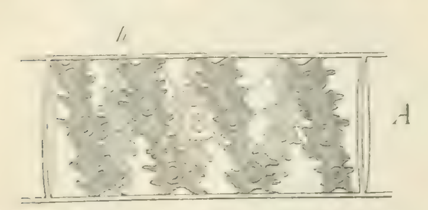


Fig. 15. Spirogyra longata; eine Zelle im lebenden Zustand, ein Chlorophyllband mit den Stärkeheerden zeigend, in der Mitte die Zelle, der Zellkern, an Protoplasmafäden, welche nach dem wandständigen Protoplasma hin gerichtet sind, aufgehängt. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

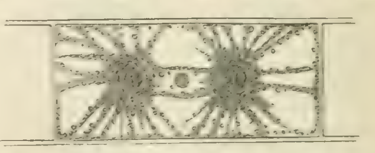


Fig. 16. Eine Zelle von Zygnema cruciatum mit zwei sternförmigen Chlorophyllkörpern, welche im Innern der Zelle schweben, verbunden durch eine farblose Protoplasmabrücke, in welcher der Zellkern liegt, und mit dem wandständigen Protoplasmasack durch strahlenförmige Protoplasmafäden zusammenhängend. In jedem der beiden Chlorophyllkörper liegt ein großes Stärkekorn. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

toffelknollen, da sind die Chloroplasten wohl besonders deshalb übersehen worden, weil dieselben sich in Folge der Präparation leicht zersetzen. Nach den Untersuchungen von SCHIMPER und A. MEYER ist vielmehr anzunehmen, dass bei allen höheren Pflanzen das Chlorophyll an besondere gegen das Protoplasma scharf abgegrenzte Chloroplasten gebunden ist.

Die protoplasmatische Grundsubstanz oder, wie PRINGSHEIM sie nennt, das Stroma der Chlorophyllscheiben ist nicht homogen, sondern besitzt eine feinere Structur, welche nach PRINGSHEIM's und TSCHIRCH's Beobachtungen, die ich bestätigen kann, sich am genauesten mit derjenigen eines Schwammes vergleichen lässt; nur muss man sich die Poren des Schwammes nicht als hohl vorstellen, sondern als von einer protoplasmatischen Substanz gebildet, welche minder lichtbrechend, also wasserreicher ist als diejenige, welche das Balkengerüst des Stromas darstellt. Nun ist freilich diese Structur mit vollkommener Deutlichkeit erst dann sichtbar, wenn die Chlorophyllscheiben mit Alkohol oder anderen Reagentien behandelt oder getödtet worden sind. Allein in vielen Fällen ist sie, wenn auch minder deutlich, schon am lebenden Chlorophyllkörper erkennbar und darum nicht als ein durch die Reagentien hervorgebrachtes Kunstproduct zu betrachten. Auch A. MEYER und SCHIMPER nehmen diese Structur in den lebenden Chlorophyllscheiben an, nur wollen sie statt der Schwammstructur eine bald feinere, bald gröbere Punktirung sehen, zwei Structuren, die man ja wohl bei optisch so schwierigen Objecten leicht mit einander verwechseln kann. Im letzteren Falle stellt man sich die substanzärmeren Partien als kleine isolirte Vacuolen vor, während sie im ersteren Falle als porenförmig zusammenhängend gedacht sind. FRANK-SCHWARZ sieht in der beschriebenen Schwammstructur Fibrillen, welche nur verschlungen, aber nicht zu einem Netze verbunden seien; er nennt diese Substanz Chloroplastin, die minder lichtbrechende Zwischensubstanz Metaxin. MEYER und SCHIMPER haben sich nun weiter die Vorstellung gebildet,

dass der Chlorophyllfarbstoff in diesen scheinbaren Hohlräumen des Stromas allein seinen Sitz habe, so dass in dem farblosen Stroma grün gefärbte Kügelchen (Grana) eingelagert seien. Nach FRANK-SCHWARZ sind in den Fibrillen grün gefärbte Vacuolen enthalten (MEYER's Grana), die übrige Fibrillensubstanz ist in geringerem Grade grün gefärbt, die Zwischensubstanz scheint ganz ungefärbt zu sein. Dieses ist indessen noch keineswegs unzweifelhaft festgestellt; in vielen Fällen erscheint die schwammige Masse des Stromas gleichmäßig grün tingirt, und es macht den Eindruck, als sei der grüne Farbstoff innig mit der ganzen Grundsubstanz vermengt, von derselben gleichsam wie von einem Lösungsmittel aufgenommen.

Die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper besteht aus proteïnartigen Stoffen, denn sie zeigt alle Reactionen des Protoplasmas, wie man an Präparaten, welche durch Alkohol entfärbt worden sind, leicht constatiren kann. Was den Farbstoff der Chlorophyllkörper anlangt, so sind stets zwei verschiedene Farbstoffe gemengt in ihnen enthalten: einer von rein grüner Farbe, das eigentliche Chlorophyll oder Chlorophyllgrün, der andere von gelber Farbe, das Xanthophyll oder Chlorophyllgelb; beide sind in Alkohol löslich, können aber durch Schütteln der alkoholischen Lösung mit Benzol getrennt werden, indem das letztere den Chlorophyllfarbstoff aufnimmt, während das Xanthophyll im Alkohol zurückbleibt. Die Mischung beider bedingt das charakteristische Grün der Pflanzen, welches in der That kein reines Grün ist, sondern mehr oder weniger eine Beimischung von Gelb besitzt; auch beruhen die verschiedenen zwischen Grün und Gelb schwankenden Farbentöne, welche den einzelnen Pflanzen eigen sind, zum wesentlichen Theile mit auf den Mengenverhältnissen, in welchen beide Farbstoffe auftreten. Die näheren Eigenschaften dieser Farbstoffe lernen wir in der Physiologie unter den Pflanzenstoffen kennen.

Nicht immer macht sich das Vorhandensein von Chlorophyll durch eine grüne Färbung des Pflanzentheiles bemerkbar; es kann durch andere Farbstoffe verdeckt sein. So besitzen viele Algen Chromatophoren, in denen neben Chlorophyll zugleich ein in Wasser löslicher brauner (Phykophäin) oder rother (Phykoerythrin) oder blauer Farbstoff (Phykocyan) vorhanden ist, wodurch bei den Fucaceen die braune, bei den Florideen die rothe, bei den Phykochromaceen die blaugrüne Färbung der Alge bedingt ist. Und bei den Gefäßpflanzen ist vielfach in den Zellen der Stengel und Blätter ein rother Saft enthalten, indem entweder die chlorophyllführenden Zellen selbst rothen Saft besitzen oder indem das grüne Gewebe der Blätter durch eine mit rothem Saft versehene Epidermis bedeckt ist. Dadurch kommen die so häufigen roth oder rothbraun gefärbten Blätter zustande; es genügt hier oft schon die gefärbte Epidermis abzuziehen, um das grüne Gewebe zu erkennen.

Von einer Entstehung der Chlorophyllkörper kann nur bei den höheren Pflanzen die Rede sein, wo die später chlorophyllführenden Zellen im Jugendzustande noch völlig farblos sind, wie wir es an den jungen Blattanlagen und Stengelgliedern in jeder Knospe und an den

Embryonen der meisten Samen beobachten. Bei den jungen Algen, die nur aus einer einzigen Zelle oder aus gleichartigen Zellen bestehen, die beständig mit Chlorophyll versehen sind, erhalten die Tochterzellen schon bei ihrer Entstehung durch Theilung der Mutterzelle fertige Chloroplasten, und es findet dabei nur eine Vermehrung der letzteren durch Theilung statt, auf welche wir sogleich näher eingehen werden. In den Meristemzellen der Stengelvegetationspunkte und der jungen Blattanlagen der höheren Pflanzen ist aber von Chlorophyll noch nichts zu finden, ihr Protoplasma ist anfangs völlig farblos. Sehr bald aber werden die zukünftigen Chlorophyllscheiben sichtbar, zunächst in Form kleiner rundlicher Körperchen, welche gleichzeitig in Mehrzahl im Protoplasma vertheilt auftreten und anfangs farblos oder gelblich gefärbt sind. Man hat sich bis vor kurzem ihre Entstehung hier als eine directe Differenzirung des Protoplasmas vorgestellt, als wenn kleinste Theile des letzteren sich um Bildungsmittelpunkte innerhalb des Protoplasmas sammelten. Dagegen sind Schmitz, Schimper und A. Meyer durch ihre Untersuchungen zu der Ansicht gelangt, dass eine Neubildung von Chromatophoren niemals stattfindet, sondern dass dieselben geradeso wie der Zellkern nur durch Theilung schon vorhandener gleichnamiger Gebilde entstehen. Die Anfänge der Chlorophyllscheiben sollen schon in den Meristemzellen in der Form der weiter unten zu besprechenden Leukoplasten vorhanden sein; alle Chlorophyllscheiben sollen daher von Leukoplasten abstammen und Leukoplasten ursprünglich in den Zellen vorhanden sein und schon mit den ersten embryonalen Zellen in die Pflanze eingeführt werden. Diese Annahme kann jedoch dermalen noch nicht als völlig sichergestellt gelten. Gewiss ist aber, dass in den jungen Zellen der Stengel und Blätter die Chlorophyllscheiben in der Form von Leukoplasten auftreten, d. h. als rundliche aus protoplasmatischer Substanz bestehende Körperchen ohne Farbstoff. Wir sehen dann, wenn die betreffenden Pflanzentheile am Lichte heranwachsen, dass diese Körperchen während des beträchtlichen Wachsthums der Zellen, in denen sie enthalten sind, unter allmählicher Ergrünung selbst bedeutend, nämlich um das Vielfache ihrer ursprünglichen Größe an Volumen zunehmen. Sie wachsen also, was natürlich nur dadurch möglich ist, dass aus dem Protoplasma, in welchem sie eingebettet liegen, immer mehr plastische Stoffe in sie eintreten, und zugleich entsteht und vermehrt sich ihr Chlorophyllfarbstoff. Neuerdings hat Belzung behauptet, dass Chlorophyllscheiben nicht nur direct durch Differenzirung aus dem Protoplasma, ohne Vermittelung von Leukoplasten, sondern auch durch unmittelbare Umwandlung kleiner Stärkekörnchen entstehen können; letzteres bedarf jedenfalls der Prüfung. Die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes kann nur in dem protoplasmatischen Stroma des Chloroplasten selbst vor sich gehen, denn außerhalb des letzteren, also im Protoplasma, ist Farbstoff zu keiner Zeit vorhanden. Zur Erzeugung des Chlorophyllfarbstoffes ist, wie wir in der Physiologie näher sehen werden, der Einfluss des Lichtes eine nothwendige Bedingung. Pflanzentheile, welche am Lichte wachsend grün werden, bleiben im

Dunkeln bleich oder nehmen nur eine gelbe Farbe an. Bei solchen etiolirten Pflanzentheilen findet man in den Zellen jedoch auch die Chlorophyllkörper, nur in geringerer Größe und von gelber Farbe. Dieser gelbe Farbstoff, der sich in der Dunkelheit bildet, wird Etiolin genannt und ist durch Alkohol ebenso extrahirbar wie das Chlorophyll. Ob er mit dem im normalen Zustande das Chlorophyll begleitenden oben erwähnten Xanthophyll identisch ist, bleibt noch zu entscheiden. Aber erst wenn solche etiolirte Pflanzentheile dem Lichte ausgesetzt werden, ergrünen sie, indem die gelbe Farbe ihrer Chlorophyllscheiben allmählich in Grün übergeht. Diese Erscheinung gilt gleichmäßig für das ganze Pflanzenreich, und es giebt nur sehr wenige Ausnahmen, wo auch im Finstern eine gewisse Menge Chlorophyll sich bildet (Keimpflanzen einiger Coniferenarten).

An erwachsenen fertig gebildeten Chlorophyllscheiben ist mehrfach eine Vermehrung durch Theilung beobachtet worden. Dieselbe besteht darin, dass die Chlorophyllscheiben sich zunächst etwas verlängern und dass dann eine Einschnürung entsteht, welche senkrecht zum längsten Durchmesser immer tiefer eindringt, bis der Körper endlich in zwei gewöhnliche gleiche Theilkörper zerfällt. Nachdem Nägeli dies zuerst an Characeen und anderen Algen beobachtet hatte, wurde es von Sanio und Kny an vielen Phanerogamen constatirt.

Die einmal gebildeten grünen Chlorophyllscheiben bleiben in ihren Zellen gewöhnlich unverändert bis zum Tode derselben vorhanden. Eigenthümlich verhalten sie sich in den Cotyledonen der Embryonen vieler Phanerogamen, z. B. der meisten Papilionaceen. Die jungen Embryonen der unreifen Samen sind hier tief grün gefärbt; sie enthalten wohlgebildete grüne Chloroplasten. Bei der Reifung verschwindet aus den letzteren der Farbstoff fast gänzlich, sie stellen dann ziemlich farblose Leukoplasten vor und der Embryo hat eine blassgelbe Farbe; aber bei der Keimung ergrünen sie von neuem und erscheinen wieder als Chlorophyllscheiben, wenigstens bei allen denjenigen Arten, wo die Cotyledonen über dem Boden am Lichte sich ausbreiten und längere Zeit als grüne Blattgebilde functioniren.

In einigen Fällen findet eine Metamorphose der Chlorophyllscheiben statt, indem sie sich in Chromatophoren verwandeln. Die rothen Farbstoffkörper, welche, wie wir unten sehen werden, die Färbung mancher Früchte und Blüthen bedingen, gehen aus grünen Chlorophyllscheiben hervor, indem das Chlorophyll aus ihnen allmählich verschwindet und ein rother Farbstoff an dessen Stelle auftritt, wobei zugleich die protoplasmatische Grundsubstanz der Chlorophyllscheiben die charakteristischen Formen der Chromatophoren annimmt. Diese Metamorphose ist die Ursache des Farbenwechsels aus Grün in Roth, der bei den betreffenden Organen regelmäßig eintritt. Auf einer solchen Metamorphose beruht auch die winterliche Färbung, welche die grünen Theile mancher immergrünen Gewächse, wie besonders diejenigen von Thuja, Taxus, Buxus an ihrer Lichtseite zeigen, indem sie mit dem Eintritt niederer

Temperatur eine ziegelrothe bis carminrothe Färbung annehmen, welche im Frühlinge wieder der rein grünen Farbe Platz macht. Es findet hier nicht, wie man früher annahm, eine Zerstörung der Chloroplasten und eine Neubildung derselben im Frühlinge statt, sondern dieselben bleiben, wie SCHIMPER nachgewiesen, erhalten, aber sie verlieren zum Theil ihren Chlorophyllfarbstoff und lassen carminrothe Tröpfchen in ihrem Körper auftreten, welche im Frühlinge wieder verschwinden. Auch bei der röthlichen Färbung mancher junger Krautstengel, z. B. von Equisetum, Adoxa moschatellina handelt es sich um rothe, später wieder grünwerdende Chromatophoren. Meistens beruht aber die Röthung grüner Pflanzentheile im Winter oder Frühlinge auf der Entstehung rother im Zellsafte gelöster Farbstoffe, welche wir unten näher kennen lernen.

Das gewöhnliche Schicksal der Chlorophyllscheiben der grünen Pflanzentheile ist, dass sie bei dem herannahenden Tode der letzteren unter Verschwinden ihres Farbstoffes zerstört werden. Die herbstliche Färbung des Laubes der Bäume, das Gelbwerden des Strohes der reifenden Halmgewächse und vieler Kräuter ist die Folge der **natürlichen Zerstörung des Chlorophylls.** Auch bei dem vorzeitigen Gelbwerden grüner Theile, welches durch schädliche Einwirkungen, z. B. durch große Trockenheit, durch giftige Stoffe, durch parasitäre Angriffe etc. bedingt wird, findet dieser Process statt. An allen normal zu bestimmter Zeit unter Gelbwerden absterbenden grünen Pflanzentheilen überzeugt man sich, dass die Zerstörung des Chlorophylls nur ein Theil der allgemeinen Entleerung der betreffenden Pflanzentheile ist: die ganze Protoplasmamasse und mit ihr die Chlorophyllscheiben werden aus den Zellen der zum Abfall bestimmten Blätter aufgelöst und in die perennirenden Theile übergeführt. Dabei verschwindet nicht bloß der Chlorophyllfarbstoff, sondern auch die protoplasmatische Grundsubstanz löst sich auf, und es bleibt nur das gelbe Xanthophyll in Form einer Anzahl kleiner gelber glänzender Körnchen zurück, die keine Aehnlichkeit mit den Chlorophyllkörpern haben, im Safte der Zelle zurück. Sind die abfallenden Blätter roth, so rührt dies von einem im Saft gelösten Farbstoffe her; aber auch hier sind die vorhanden gewesenen Chlorophyllscheiben zerstört und gelbe Xanthophyllkörnchen zurückgeblieben.

Wie wir in der Physiologie näher sehen werden, haben die Chlorophyllkörper die wichtige Function, aus Kohlensäure und aus Wasser organische Substanz für die [Pflanze zu erzeugen. Diese Arbeit, welche man die Kohlensäure-Assimilation nennt, leisten sie jedoch nur unter dem Einflusse des Lichtes. Erst unter Berücksichtigung dieser physiologischen Thatsachen wird uns das Auftreten des Chlorophylls im Pflanzenreiche befriedigend verständlich. Wir sehen jetzt ein, warum Chlorophyll bei manchen Pflanzen gänzlich fehlt. Zu diesen chlorophylllosen Pflanzen gehören in erster Linie sämmtliche Pilze; für diese ist aber eben die Kohlensäure kein Nahrungsmittel, denn sie sind theils Fäulnissbewohner, theils Parasiten und beziehen kohlenstoffhaltige Substanz in Form organischer Verbindungen. Ebenso fehlt manchen Phanerogamen das

Chlorophyll gänzlich oder kommt doch nur in so geringen Mengen in ihnen vor, dass die Pflanze keine grüne Farbe zeigt; so bei manchen nicht grünen Orchideen, bei den Monotropeen, Orobancheen, Cuscutaceen etc., Pflanzen, die theils als Humusbewohner, theils als Parasiten aus organischen Kohlenstoffverbindungen sich ernähren. Und da nun das Chlorophyll nur am Lichte seine Function ausüben kann, so sehen wir allgemein, dass es auch nur in denjenigen Pflanzentheilen vorkommt, welche dem Lichte zugänglich sind, in erster Linie also in den Laubblättern, den eigentlichen für das Leben am Lichte geschaffenen Organen der Pflanze, welche überall möglichst große dem Lichte sich darbietende Flächen zu bilden streben. Dahingegen fehlt das Chlorophyll in den Zellen der unterirdischen, also für ein Leben im Dunkeln geschaffenen Organe, nämlich in den Wurzeln, Rhizomen, Knollen, Zwiebeln, desgleichen in den Zellen solcher Pflanzentheile, in welche wegen Umhüllung mit undurchsichtigen Geweben das Licht nicht eindringen kann, wie es bei den Baumstämmen der Fall ist. Das Fehlen des Chlorophylls in diesen Organen ist nicht durch das Wachsen derselben im Dunkeln zu erklären, denn wir vermögen z. B. die Wurzeln gewöhnlicher Landpflanzen nicht zur Chlorophyllbildung zu zwingen, wenn wir sie im Lichte wachsen lassen. Die Bildung des Chlorophylls ist also zwar, wie wir oben gesehen haben, abhängig vom Lichte, aber die höhere Entscheidung über Auftreten oder Nichtauftreten desselben hängt ab von der physiologischen Function, die dem betreffenden Organe von vornherein zugewiesen ist.

Die Producte der in den Chlorophyllkörpern vor sich gehenden Kohlensäure-Assimilation lassen sich sehr häufig als Einschlüsse in denselben nachweisen, wie wir in der Physiologie ausführlicher zu erörtern haben. Am häufigsten sind dies Stärkemehlkörnchen, die an der Färbung, die sie mit Jod annehmen, als solche erkannt werden können. Sie werden zuerst als Punkte gesehen, vergrößern sich immer mehr und füllen manchmal den Chlorophyllkörper so aus, dass die grüne Substanz nur noch einen feinen Ueberzug auf dem herangewachsenen Stärkekorn darstellt. Das Auftreten dieser Assimilationsstärke zeigt in den gewöhnlichen Chlorophyllscheiben aller Gefäßpflanzen sowie der meisten Moose und Algen keine besondere Regelmäßigkeit; die Körnchen erscheinen einzeln oder in Mehrzahl zerstreut im Chlorophyllkörper (Fig. 14 *B*, 17, S. 40). Eine Besonderheit zeigt sich nur in den namentlich bei den Conjugaten unter den Algen, z. B. bei Zygnema, Spirogyra etc. vorkommenden sogenannten Stärkeheerden oder Amylumkernen. Hier entsteht in den großen, sternförmig, spiralbandförmig oder anders gestalteten Chloroplasten die Stärke um bestimmte Bildungscentren (vgl. Fig. 15); diese Stärkeheerde bestehen aber nicht aus einem massiven Klumpen von Stärkekörnern; vielmehr nehmen die letzteren nur einen hohlkugelförmigen Raum ein, welcher einen Kern von abweichender Beschaffenheit umgiebt. Der letztere besteht nach Zacharias wesentlich aus echten Eiweißstoffen, aber nicht aus Nucleïnen, so dass eine Vergleichung mit den Zellkernen, woran Schmitz dachte, der diesen Körpern darum auch den

Namen Pyrenoide gab, wenig gerechtfertigt ist. Die Amylumkerne haben meist rundliche Gestalt, bei einigen Algen hat sie SCHIMPER auch in Krystallform, z. B. in regelmäßigen sechseckigen Tafeln gefunden. Bei der Vermehrung der Chlorophyllkörper durch Theilung ist auch eine Theilung der Amylumkerne beobachtet worden. In welcher Beziehung sie zur Stärkebildung stehen, ist noch unbekannt; manchmal findet man sie nackt, ohne ihre Stärkeschale. Die letztere besteht anfangs aus isolirten Körnchen; später verwachsen dieselben derart mit einander, dass sie eine vollständige Hohlkugel um den Amylumkern bilden. Zuweilen treten im Innern der Chloroplasten auch Oeltropfen (z. B. in den Bändern der Spirogyren) als muthmaßliche Assimilationsproducte auf.

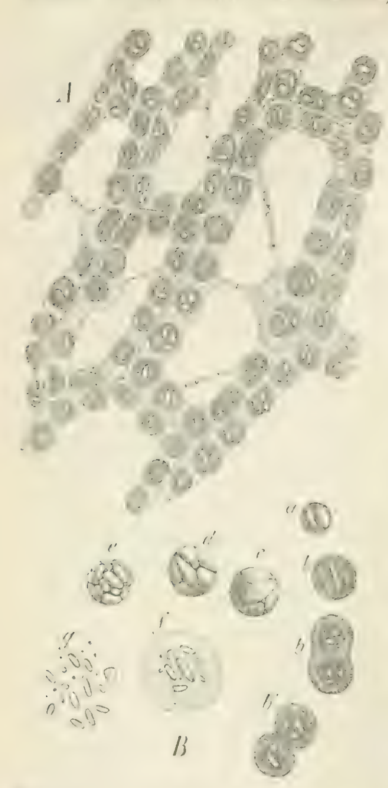


Fig. 17. Chlorophyllkörper von Funaria hygrometrica, bei *A* in den Zellen eines erwachsenen Blattes, in der wandständigen Protoplasmaschicht liegend, in welcher auch der Zellkern sichtbar. Die Chlorophyllkörper enthalten (weiß gelassene) Stärkekörnchen. *B* einzelne Chlorophyllkörper mit ihren Stärkeeinschlüssen: *a* ein junger, *b* ein älterer, *b'* und *b''* in Theilung begriffene; *c*—*e* alte Chlorophyllkörper, deren Stärkeeinschlüsse den Raum des ganzen Körpers einnehmen; *f* ein junger in Wasser aufgequollener Chlorophyllkörper, *g* dasselbe nach längerer Einwirkung des Wassers, wobei der Körper zerstört wird und die Stärkekörnchen zurückbleiben. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

II. Unter **Chromoplasten** versteht man, wie oben erwähnt, alle durch andere als grüne Farbe charakterisirten Chromatophoren, nämlich die gelben und rothen Farbstoffkörper, welche die Ursache der bunten Farben vieler Blüthen und Früchte, sowie auch mancher anderer farbiger Pflanzentheile sind. Bei den braunen, rothen und blaugrünen Algen handelt es sich, wie wir oben gesehen haben, um Chlorophyllkörper, welche durch einen anderen Farbstoff, der neben dem Chlorophyll vorhanden ist, ihre eigenthümliche Farbe erhalten. Aber die echten Chromoplasten enthalten kein Chlorophyll, sondern nur einen bestimmten anderen Farbstoff. Auch hier lässt sich der letztere durch Lösungsmittel, wie Alkohol u. dergl., extrahiren, und es bleibt dann eine protoplasmatische Grundsubstanz des Chromoplasten farblos in der Zelle zurück. Besonders verdanken die so häufigen gelben Blumenblätter ihre Farbe dem Vorkommen von **gelben Farbstoffkörpern**, welche besonders in den Epidermiszellen dieser Theile vorhanden sind. Dieselben liegen gerade so wie sonst die Chlorophyllscheiben in dem Protoplasmasack zerstreut und stellen auch runde oder oft etwas zackige Scheiben dar (Fig. 18). Der gelbe Farbstoff, der diese Körper tingirt, wird als **Blumengelb**

oder Lipochrom bezeichnet. Die hochrothen Farben, welche die Antheridien der Characeen und der Moose, der Arillus von Taxus baccata und viele beerenartige Früchte der Angiospermen, wie diejenigen von Solanum dulcamara, Lycopersicum, Capsicum, Lycium, Lonicera xylosteum, Sorbus aucuparia, Fragaria etc. zeigen, beruhen auf dem Auftreten von rothen oder gelbrothen Farbstoffkörpern, deren Farbstoff man als Anthoxanthin bezeichnet. Diese rothen Farbstoffkörper sind auch manchmal rundliche Scheiben, doch treten sie meistens in mehr oder weniger eckigen und zackigen Formen auf; man findet häufig zwei- oder dreispitzige, oft auch sternartig vielzackige Körper (Fig. 19). In den Parenchymzellen der Mohrrübenwurzeln (Fig. 20, S. 42) treten rothe Farbstoffkrystalle, nämlich sowohl als nadelförmige, als auch als regelmäßig rhombische oder rectanguläre Tafeln auf. In den Chromoplasten erscheint der Farbstoff entweder gleichförmig in dem protoplasmatischen Stroma vertheilt oder er tritt darin mehr in Form isolirter Körnchen oder Tröpfchen auf, welche eigentlich nur Vacuolen in dem Stroma darstellen, die mit Farbstoff erfüllt sind; in manchen Fällen hat man ihn auch in Form feiner Krystallnadeln in den Chromatophoren unterschieden. Viele Farbstoffkörper entstehen in derselben Weise wie die Chlorophyllscheiben aus Leukoplasten; namentlich



Fig. 18. Zellen des Blumenblattes von Lupinus luteus mit gelben Chromoplasten, die sowohl in den papillenförmigen Epidermiszellen *c c*, als auch in den subepidermalen Zellen vorhanden sind. 350fach vergrößert.



Fig. 19. Zelle aus dem Fruchtfleische von Solanum Lycopersicum mit den rothen Chromoplasten, welche in dem wandständigen Protoplasma sich befinden, welches auch den Zellkern bei *n* enthält. 350fach vergrößert.

diejenigen vieler Blüthen erscheinen in der Blüthenknospe als farblose kleine Körperchen, welche unter Volumenzunahme allmählich ihren Farbstoff erzeugen, wenn die Blüthe bei der Entfaltung ihre Farbe erhält. Oft aber entstehen die Farbstoffkörper aus Chlorophyllscheiben, wie schon oben erwähnt wurde; dies ist in manchen Blüthen und besonders in den hochrothen Früchten der Fall, welche im unreifen Zustande grün gefärbt sind und dann durch gelbgrüne und gelbe Farbentöne allmählich in Roth übergehen. Wir finden hier anfangs gewöhnliche kleine Chlorophyllscheiben in den Zellen; mit vorschreitender Reifung der Frucht ändern sie, indem sie zunächst die rundliche Scheibenform beibehalten, ihre grüne Farbe in Gelbgrün, dann in Gelbroth und endlich in Roth; es tritt also in dem Maße, als das Chlorophyll verschwindet, das neue Pigment in ihnen auf, und daran schließen sich dann die Gestaltsumwandlungen, durch welche die rundliche Scheibenform allmählich in die oben beschriebenen charakteristischen zackigen Gestalten der rothen Chromoplasten übergeht. In den Früchten, die während der Röthung noch bedeutend wachsen, findet auch eine Vermehrung der rothen Farbstoffkörper durch Theilung und dabei natürlich fortdauernde Neubildung des Pigmentes statt, so dass die Menge desselben in der reifen Frucht bedeutend größer ist als diejenige des Chlorophylls in der unreifen Frucht. Die einmal gebildeten Chromoplasten erfahren keine weitere Veränderung, sondern verbleiben in den Zellen bis zum Tode des betreffenden Organes. Es hängt das mit ihrer besonderen Function zusammen, welche eine wesentlich andere als die der Chloroplasten ist, denn die lebhaften Farben, welche sie ihren Organen verleihen, sind nichts als Anlockungsmittel für Thiere, deren die Pflanze sich bei den bunten Blüthen zur Uebertragung des Blüthenstaubes, bei den lebhaft gefärbten Früchten zur Verbreitung des Samens bedient.



Fig. 20. Zelle aus dem Parenchym der Wurzel von Daucus carota, worin rothe Anthoxanthinkrystalle in verschiedener Form enthalten sind. 350fach vergrößert.

III. Die Leukoplasten. Wir sahen soeben, dass die Chlorophyllscheiben sowohl wie die Chromoplasten ursprünglich farblose Körperchen darstellen, die nur aus der protoplasmatischen Grundsubstanz, ohne jeglichen Farbstoff, bestehen. Man hat solche Gebilde vielfach in den jugendlichen Zuständen solcher Zellen, die später Chlorophyll- oder Farbstoffkörper aufweisen, beobachtet; so namentlich in den Meristemzellen der

Vegetationspunkte blättertragender Sprosse, sowie in den Zellen der Embryonen. Man hat sie daher, weil sie bis auf das Nochnichtvorhandensein des Pigmentes mit den Farbstoffkörpern übereinstimmen, als Leukoplasten bezeichnet. Besonders aber wurde man veranlasst, sie als jenen coordinirte Gebilde aufzufassen, durch den Umstand, dass vielfach diese Leukoplasten beständig als farblose Körper in den Zellen verbleiben. So sind namentlich in den Zellen der unterirdischen Organe, der Wurzeln und der Knollen Leukoplasten sehr häufig zu finden, ferner vielfach in den Zellen der Epidermis der Blätter; sie liegen zerstreut im Protoplasmasack und oft um den Zellkern versammelt (Fig. 21) und ergrünen trotz der Beleuchtung niemals. Ihre Function ist noch nicht aufgeklärt; sie stehen zwar oft mit der Bildung der Stärkekörner in Beziehung, wie wir unten sehen werden, aber in den Epidermiszellen der Blätter ist auch diese Beziehung nicht vorhanden, weil hier zu keiner Zeit Stärkebildung stattfindet.

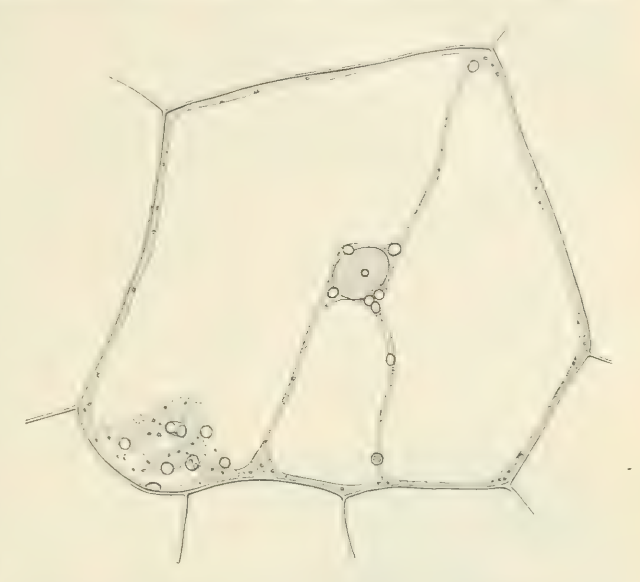


Fig. 21. Zelle aus der Epidermis des Blattes von Tradescantia zebrina, im optischen Durchschnitt gesehen, mit Leukoplasten, welche als helle kugelige Gebilde im Protoplasma sichtbar sind, besonders auch in der Nähe des Zellkernes, welcher an Protoplasmafäden in der Mitte der Zelle aufgehängt erscheint. 480fach vergrößert.

Literatur. H. v. Mohl, Botan. Zeitg. 1855 Nr. 6 und 7. — A. Gris, Ann. d. sc. nat. sér. IV. T. 7. 1857 p. 179. — Sachs, Flora 1862 p. 129, 1863 p. 193. — Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. § 87. — Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. § 41. — Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882. — Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. 1883. — Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XV. — Schimper, Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner u. Farbkörper. Bot. Zeitg. 1883 Nr. 7 u. 49. — Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. — A. Meyer, Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883. — Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XII. — Tschirch, Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin 1884. — Frank-Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohn's Beitr. zur Biologie d. Pfl. V. 1. Heft. 1887. — Belzung, Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. des sc. nat. VII. sér. T. V. pag. 179. — Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora 1888 pag. 291. — Reinke, Chromatophoren bei einigen Phäosporeen. Berichte

d. deutsch. bot. Ges. 1888 pag. 213. — COURCHET, Recherches sur les chromoleucites. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VII. 1888 pag. 263.

§ 5. **Die Proteïnkörner oder Aleuronkörner und die Krystalloide.** Die Reservestoffbehälter der reifen Samen, d. h. das Endosperm und die Cotyledonen des Keimes enthalten bedeutende Mengen von Eiweißstoffen neben Stärkemehl oder Fett. Die Eiweißstoffe sind hier nicht bloß in Form von Protoplasma und Zellkernen, die sich auch in diesen Zellen nachweisen lassen, vorhanden, sondern der größte Theil derselben stellt differenzirte körnige Gebilde dar, welche dem hier meist stark mit Oel gemengten Protoplasma der Zelle eingelagert sind, die Aleuron- oder Proteïnkörner, von TH. HARTIG, dem Entdecker derselben, Klebermehl genannt. Da sie zum Theil in Wasser löslich sind, muss man sie in Oel beobachten oder in einer 2 % alkoholischen Sublimatlösung oder in einer concentrirten Lösung von Pikrinsäure in absolutem Alkohol fixiren. Sie stellen mehr oder weniger rundliche Körner dar, welche ungefähr dieselbe Lichtbrechung wie Stärkemehlkörner besitzen. Ihre Größe ist eine sehr wechselnde. In den stärkeführenden Samen, z. B. bei Pisum, Vicia, Phaseolus, stellen sie sehr kleine runde Körnchen dar, welche in großer Zahl die Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern einnehmen (Fig. 22). In den fettreichen Samen dagegen, wo das Stärkemehl fehlt, findet man ziemlich große Proteïnkörner, welche Stärkekörnern in ihrem Aussehen nicht unähnlich sind; wegen ihrer Größe sind ihrer nur eine geringe Anzahl, bei manchen Pflanzen nur ein einziges (Solitär HARTIG's) in jeder Zelle enthalten. Diese sind einer mehr oder minder homogenen Protoplasmamasse eingelagert, welche je nach dem Fettreichthum des Samens aus viel oder wenig Fett mit eiweißartiger Substanz besteht. Die Proteïnkörner selbst dagegen bestehen,

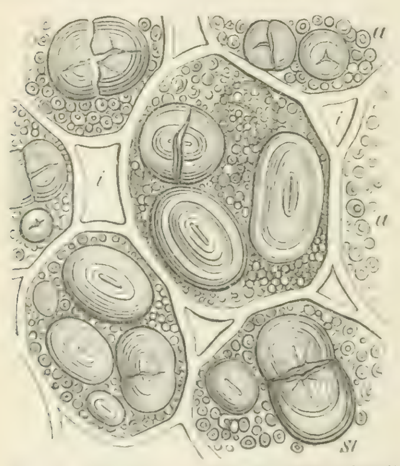


Fig. 22. Einige Zellen eines sehr dünnen Schnittes durch einen Cotyledon im reifen Samen von Pisum sativum; die Zellen enthalten außer einigen großen concentrisch geschichteten Stärkemehlkörnern *St* zahlreiche kleine Aleuronkörner *a*; *i* die Intercellulargänge. Nach SACHS.

abgesehen von gewissen Einschlüssen, aus eiweißartiger Substanz. Wir haben nämlich an den Aleuronkörnern zu unterscheiden eine Grundmasse oder Hüllmasse und verschiedenartige Einschlüsse von oft bedeutender Größe, welche der ersteren eingebettet sind.

Die Grundmasse wird, wie PFEFFER gezeigt hat, von Proteïnstoffen gebildet, die aber wieder je nach Pflanzenarten verschiedener Natur sein müssen, denn bei manchen ist dieselbe in Wasser unlöslich, bei den meisten mehr oder weniger löslich; auch sind die Proteïnkörner verschiedener Samen

anderen Lösungsmitteln gegenüber ungleich widerstandsfähig. Aber durch etwa tagelanges Behandeln mit sublimathaltigem Alkohol werden auch die löslichen Proteïnkörner in Wasser unlöslich gemacht. Kalilauge löst sie dagegen auch nach dieser Behandlung immer: doch verlieren sie auch diese Löslichkeit, wenn sie nach Fixirung mit Sublimat in Wasser gekocht werden. Die Grundmasse ist nach außen sowohl als auch gegen die Einschlüsse durch ein zartes Häutchen abgegrenzt, welches auch eiweißartiger Natur ist, aber durch seine Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren von der übrigen Substanz sich unterscheidet.

Die Einschlüsse haben immer eine andere stoffliche Zusammensetzung als die Grundmasse und treten darin als scharf begrenzte Körper von verschiedener äußerer Erscheinung auf. Wir können darnach drei Arten von Einschlüssen unterscheiden: Krystalloide, amorphe Globoide und Calciumoxalatkrystalle.

Die Krystalloide treten keineswegs bei allen Samen als Einschlüsse von Aleuronkörnern auf. In den Familien der Euphorbiaceen (besonders Ricinus Fig. 23), Cucurbitaceen, Coniferen sind sie hauptsächlich verbreitet; unter den Palmen kommen sie z. B. bei Elaeis guineensis vor. Da die Krystalloide dieselbe Lichtbrechung wie die Grundmasse, in welcher sie sich befinden, besitzen, so sind sie z. B. bei Beobachtung in Oel nicht erkennbar. In Wasser dagegen treten sie stets deutlich hervor, weil darin die Grundmasse sich löst oder quillt, während jene in Wasser unlöslich sind. Dabei überzeugt man sich, dass das Krystalloid den größten Theil des Aleuronkornes ausmacht, indem es nur von spärlicher Hüllmasse umgeben ist; manchmal sind auch zwei oder drei Krystalloide in einem Korn enthalten. Ihrer chemischen Natur nach bestehen die Krystalloide aus Eiweißstoffen, da sie die entsprechenden Reactionen zeigen; auch sind sie in sehr verdünnter Kalilauge leicht löslich. Ihre krystallographischen Eigenschaften werden wir unten näher betrachten.

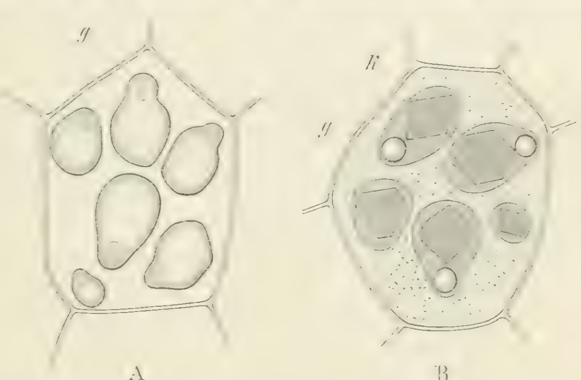


Fig. 23. Zellen aus dem Endosperm von Ricinus communis, *A* in Oel, worin die Aleuronkörner unlöslich sind und deutlich hervortreten; das in ihnen eingeschlossene Globoid *g* erscheint hier schwächer lichtbrechend, daher wie ein kugelrunder Hohlraum, der übrige Theil des Aleuronkornes gleichmäßig stark lichtbrechend. *B* in Jodkaliumjodlösung. Die Hüllmasse der Aleuronkörner, sowie ihre jetzt deutlich sichtbaren Krystalloide *k* sind gelbbraun gefärbt; das Globoid jetzt sehr stark lichtbrechend aber farblos erscheint wie eine glänzende Kugel *g*.

Unter Globoiden versteht man amorphe Einschlüsse von nahezu kugelförmiger Gestalt, welche in verdünnter Kalilauge unlöslich sind, daher

in diesem Reagens nach Auflösung der Grundmasse und der Krystalloide zurückbleiben. Bei der Beobachtung in Oel erscheinen sie wie Vacuolen in dem Aleuronkorn, weil sie schwächer lichtbrechend sind als Oel. Im polarisirten Lichte, in welchem die Krystalloide und Kalkoxalatkrystalle ihre Doppelbrechung zeigen, reagiren sie nicht, da sie isotrop sind. Sie finden sich zwar nicht in jedem Proteïnkorn, doch ist ihre Verbreitung in den Samen eine sehr große; sie fehlen wohl keinem Samen ganz. Oft stellen sie nur kleine aber in großer Zahl vorhandene Körnchen dar; nicht selten erreichen sie bedeutende Größe und dann nehmen ein oder wenige Globoide einen großen Theil des Aleuronkornes ein, wie z. B. bei Linum, Ricinus, Vitis etc. Wo Krystalloide auftreten, findet man sie in demselben Aleuronkorn mit jenen zusammen eingeschlossen, wie bei Ricinus (Fig. 23). Aus Eiweißstoffen bestehen sie jedenfalls nicht, da sie die mikrochemischen Reactionen derselben nicht zeigen. PFEFFER hat nun an Globoiden, die er auf dem Deckglase isolirte, durch verschiedene Behandlung derselben constatirt, dass sie neben organischer Substanz Phosphorsäure, Magnesium und Calcium enthalten, also wahrscheinlich aus dem Magnesium- und Calciumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling bestehen.

Die Calciumoxalatkrystalle sind als Einschlüsse der Proteïnkörner weniger verbreitet als die Globoide; sie finden sich besonders in solchen, welche keine anderweiten Einschlüsse besitzen. Man erhält sie am besten, wenn man mit verdünnter Kalilauge die Eiweißstoffe und dann mit verdünnter Essigsäure die Globoide auflöst, wobei sie ungelöst zurückbleiben. Sie erscheinen meist in Form von Krystalldrusen, bisweilen auch in nadelförmigen Krystallen, selten als Prismen oder klinorhombische Tafeln.

Die Bildung der Aleuronkörner erfolgt nach PFEFFER erst zur Zeit, wo die Samen erwachsen sind und den letzten Reifezustand gewinnen. In der sehr trüben, aus Protoplasma und Fett bestehenden Emulsion, welche jetzt die Zellen erfüllt, sind die Einschlüsse bereits gebildet, und erst mit dem Wasserverlust des reifenden Samens scheidet sich die Hüllmasse als eine zunächst schleimige, dann härter werdende Masse um die Einschlüsse aus. Bei der Keimung der Samen lösen sich die Aleuronkörner wieder auf. Die Hüllmasse verschwindet schon bei der Quellung der Samen und geht im Protoplasma der Zelle auf. Dann lösen sich auch die Krystalloide von außen nach innen; die Globoide werden erst später, ebenfalls von außen nach innen, allmählich gelöst, während die Kalkoxalatkrystalle unverändert zurückbleiben. Hiernach erweisen sich die Aleuronkörner mit ihren Krystalloid- und Globoid-Einschlüssen als Reservestoffe, welche im reifenden Samen aufgespeichert werden, um später für die Ernährung der Keimpflanze Verwendung zu finden; ihr auf die Samen beschränktes Auftreten erklärt sich dadurch naturgemäß.

Proteïnkrystalloide. Das Vorkommen krystallinischer Proteïnstoffe in den Pflanzenzellen erstreckt sich noch weiter als auf das Auftreten derselben in Aleuronkörnern, von welchem soeben die Rede war. Als Einschlüsse in Zellkernen wurden dergleichen zuerst von RADLKOFER

in den blühenden Sprossen und besonders in den Samenknospen von Lathraea squamaria, dann von KLEIN in den Zellkernen von Utricularia und Pinguicula, von neueren Beobachtern auch noch in einigen anderen Pflanzen aufgefunden, wo sie meist als quadratische oder rectanguläre Tafeln in einem Zellkerne in größerer Anzahl, oft ähnlich wie die Geldstücke in einer Geldrolle aneinander gereiht sind. Von SCHIMPER wurden in Leukoplasten und in Chromoplasten, selten in Chloroplasten Krystalloide, vorwiegend in Form von Prismen oder Nadeln, meist jedoch von ziemlicher Kleinheit, nachgewiesen. Endlich sind aber auch Fälle bekannt, wo Krystalloide unmittelbar im Protoplasma der Zelle eingelagert, zum Theil sogar im Zellsaft enthalten sind. COHN fand solche in den Knollen mancher Kartoffelsorten, wo sie als regelmäßige Würfel in den unter der Korkschicht liegenden stärkeärmeren Zellen auftreten; und G. KRAUS beobachtete octaederähnliche Krystalloide in den Epidermiszellen der Blätter von Polypodium ireoides. KLEIN hat Proteïnkrystalloide in zahlreichen Meeresalgen, sowie in den Stielzellen der Sporangien von Pilobolus nachgewiesen; nach VAN TIEGHEM kommen dergleichen in den Sporangienstielen fast aller Mucorineen vor.

Die Krystalloide sehen echten Krystallen täuschend ähnlich, denn sie sind von ebenen Flächen, scharfen Kanten und Ecken begrenzt, und gleichen jenen auch in ihrem Verhalten zum polarisirten Lichte, d. h. sie sind doppeltbrechend. Doch haben sie mehrere Eigenschaften, die sie von echten Krystallen wesentlich unterscheiden. Dahin gehört auch ihre chemische Constitution. Dass sie aus Eiweißstoffen bestehen, erkennen wir aus ihren Reactionen: sie färben sich mit Jod gelb, desgleichen mit Kali nach Einwirkung von Salpetersäure, und sie besitzen die Fähigkeit, Farbstoffe aus ihren Lösungen in sich aufzuspeichern, was echte Krystalle nie thun. Besonders unvereinbar mit echter Krystallnatur ist ihre Imbibitionsfähigkeit und ihre Quellbarkeit sowie die beim Quellen zuweilen auftretende an das analoge Verhalten der Stärkekörner erinnernde Schichtung. NÄGELI, der diese Quellung näher untersuchte, hat gefunden, dass dabei die Einlagerung von Wasser in verschiedenen Richtungen ungleich sein kann, so dass natürlich auch die Winkel der Krystalloide sich ändern; beim Einlegen derselben in Wasser fand er Winkeländerungen um 2—3°, beim Quellen in Kalilauge solche von 14—16°. Bei den Krystalloiden von regulärer Krystallform können natürlich keine Winkeländerungen eintreten, und SCHIMPER hat auch an den regulären Krystalloiden von Ricinus gezeigt, dass sie sich auch bei starker Quellung in allen Richtungen gleichmäßig ausdehnen. An den hexagonalen Formen fand der genannte Beobachter, dass die Quellung in der Richtung der Hauptachse eine bedeutend größere ist, während in der Richtung senkrecht zur Hauptachse die Quellung überall gleich stark ist. Die Krystallform ist nur bei den größeren Krystalloiden bestimmbar. Es hat aber schon NÄGELI gefunden, dass die an diesen Körpern auftretenden Winkel häufig eine gewisse Inconstanz zeigen, indem Schwankungen um mehrere Grade auftreten, was bei echten Krystallen nicht der Fall ist. Wegen aller hier genannten von

den echten Krystallen abweichenden Eigenschaften ist die von Nägeli gegebene Bezeichnung Krystalloid für diese Gebilde wohl gerechtfertigt. Dem regulären Krystallsystem gehören namentlich die Krystalloide der Kartoffelknollen an, welche am häufigsten Würfelgestalt haben, sowie die in den Proteïnkörnern enthaltenen Krystalloide von Ricinus, welche gewöhnlich Octaeder oder Tetraeder darstellen, erstere häufig abgestumpft durch Hexaederflächen. Zum hexagonalen System gehören besonders die Krystalloide aus der Paranuss (Bertholletia), welche häufig als Rhomboeder auftreten.

Man kennt auch Farbstoffkrystalloide. Außer den schon oben erwähnten krystallinischen rothen Chromatophoren in den Wurzeln der Mohrrüben kommen nach Nägeli tief violett gefärbte Krystalloide in den Blumenblättern von Viola tricolor, Orchis und Solanum americanum vor. Diese treten theils in Drusen, theils als einzelne Krystalloide in rhombischen oder sechsseitigen Tafeln auf. Der Farbstoff ist aus diesen Körpern durch Alkohol extrahirbar.

Literatur. Th. Hartig, Botanische Zeitg. 1855 pag. 881 und 1856 pag. 262. —, Entwickelungsgeschichte des Pflanzenkeims. Leipzig 1858. — Cohn, Ueber Proteïnkrystalle in den Kartoffeln. Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur. 1858. — Maschke, Botanische Zeitg. 1859 pag. 409. — Radlkofer, Ueber die Krystalle proteïnartiger Körper pflanzlichen und thierischen Ursprungs. Leipzig 1859. — Nägeli, Ueber die krystallähnlichen Proteïnkörper und ihre Verschiedenheit von wahren Krystallen. Mitth. d. bair. Akad. d. Wiss. zu München 1862. — Klein, Die Zellkern-Krystalloide von Pinguicula und Utricularia. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII pag. 60. — Die Krystalle der Meeresalgen. Daselbst pag. 23. — Zur Kenntniss des Pilobolus. Daselbst VIII pag. 305. — van Tieghem, Nouvelles recherches sur les mucorinées. Ann. des sc. nat. Bot. sér. VI. pag. 5. — Pfeffer, Untersuchungen über die Proteïnkörner etc. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. 1872 pag. 429. — G. Kraus, Ueber Eiweißkrystalloide in der Epidermis von Polypodium ireoides. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. pag. 426. — Schimper, Proteïnkrystalloide der Pflanzen. Straßburg 1878. — Ueber die Krystallisation der eiweißartigen Substanzen. Zeitschr. f. Krystallogr. u. Mineral. 1881 pag. 131. — Leitgeb, Krystalloide in Zellkernen. Mittheil. aus dem bot. Inst. zu Graz. I. 1886 pag. 113. — Lüdtke, Beiträge zur Kenntniss der Aleuronkörner. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XXI. 1889.

§ 6. **Die Stärkekörner.** Zu den im Pflanzenreiche verbreitetsten organischen Substanzen gehört die Stärke (amylum). Sie fehlt nur sämmtlichen Pilzen und manchen Algen, wie den Diatomaceen, Phycochromaceen, Phäophyceen und Rhodophyceen. Die Stärke erscheint immer in organisirter Form, in soliden farblosen Körnern von meist concentrisch geschichtetem Baue, welche im Protoplasma oder auch in protoplasmatischen Gebilden, wie z. B. in Chlorophyllkörpern eingebettet sind.

Jedes Stärkekorn besteht aus Stärkesubstanz, Wasser und sehr kleinen Mengen Asche. Die erstere ist ein Kohlenhydrat von derselben procentischen Zusammensetzung wie die Cellulose. Mit dieser hat sie überhaupt in chemischer und morphologischer Hinsicht unter allen Stoffen die größte Aehnlichkeit. Wie diese ist sie durch die eigenthümliche Färbbarkeit mit Jod ausgezeichnet; nur besteht darin ein Unterschied, dass die Stärkekörner schon durch Jodlösung allein, unter bloßer Assistenz von Wasser,

eine indigoblaue bis schwarze Färbung annehmen. Die andere Verwandtschaft mit der Cellulose liegt in der Quellbarkeit, welche bei den Stärkekörnern ebenfalls leichter eintritt, indem diese schon in heißem Wasser zu Kleister aufquellen.

Wenn Stärkekörner in einer Zelle sich bilden, so pflegen sie in der Regel in großer Anzahl aufzutreten; in manchen Pflanzentheilen sind gewisse Zellen mit Stärkekörnern förmlich vollgestopft (Fig. 25). Beim Zerschneiden oder Zerreiben der Zellen fallen die Stärkekörner leicht aus ihnen heraus und werden darum auch in der Form des bekannten Stärkemehls aus der Pflanze gewonnen. Die Stärkekörner haben immer gerundete Formen; namentlich die jungen kleinen Körner scheinen immer kugelig zu sein. Da sie aber fast immer ungleichmäßig wachsen, so ändert sich diese Form bald ins Eirunde oder Keilförmige, bald ins Polyedrische, bald ins Linsenförmige, bald ins Spindelförmige, und selbst ins Stab- und sogar Knochenförmige. Indess ist die polyedrische Gestalt nur die Folge davon, dass die Stärkekörner so dicht gelagert sind, dass sie aneinander stoßen und sich daher in Folge ihres Wachsens gegen einander abplatten, wie es z. B. in den mit Stärkekörnern ganz erfüllten Endospermzellen von Zea mais der Fall ist.

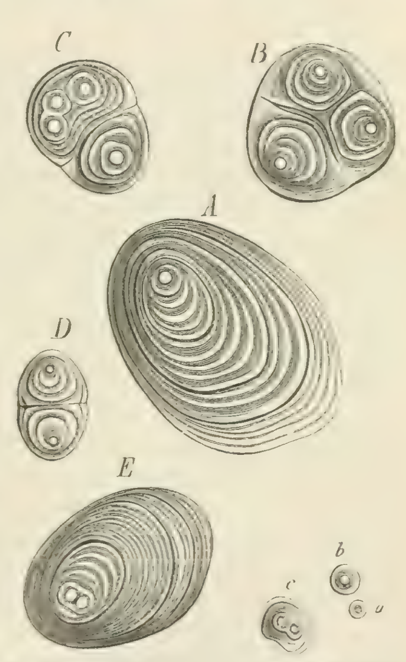


Fig. 24. Stärkekörner aus einem Kartoffelknollen. *A* ein älteres Korn, *B* ein halb zusammengesetztes Korn, *C* und *D* ganz zusammengesetzte Körner, *E* ein älteres Korn, dessen Kern sich getheilt hat; *a* ein sehr junges Korn, *b* ein älteres, *c* noch älter mit getheiltem Kern. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

Die meisten größeren Stärkekörner zeigen eine innere Organisation, welche sich in einer deutlichen S c h i c h t u n g der Masse des Stärkekornes ausspricht. Diese hat ihren Grund in einer verschiedenen Vertheilung des Wassers in derselben. Der Wassergehalt des Stärkekornes nimmt von außen nach innen hin zu, aber nicht stetig, sondern sprungweise, so dass immer wasserarme und wasserreiche Schichten abwechseln. Da nun mit zunehmendem Wassergehalt die Cohäsion und die Dichte, sowie besonders das Lichtbrechungsvermögen abnimmt, so zeigt das Stärkekorn abwechselnde Schichten verschiedener Helligkeit: die wasserarmen erscheinen hell, mit bläulichem Schimmer, die wasserreichen matter, von röthlichem Schein (Fig. 24). Stets ist die äußerste Schicht der Stärkekörner eine wasserarme, und stets umgiebt die innerste wasserärmere dichtere Schicht einen sehr wasserreichen, weichen Theil, den Kern. Alle

Schichten eines Kornes sind um diesen Kern, als ihr gemeinsames Centrum, gelagert. Aber nicht jede Schicht ist continuirlich um den ganzen Kern ausgebildet; denn in vielen größeren Stärkekörnern, wo mit dem Wachsen die Zahl der Schichten größer wird, vermehrt sich ihre Zahl am stärksten in der Richtung des stärkern Wachsthums. So sehen wir es besonders deutlich in den Stärkekörnern der Kartoffelknollen (Fig. 24); hier ist die

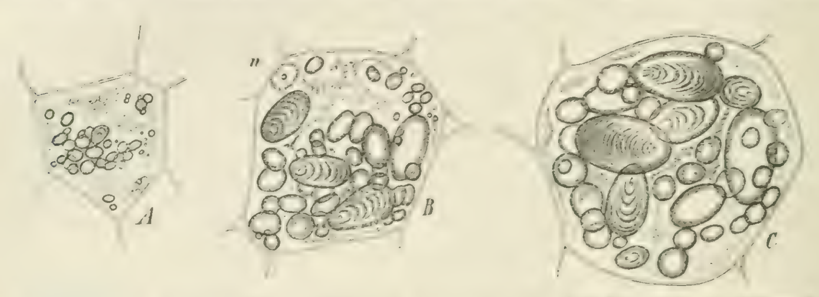


Fig. 25. Wachsthum der Stärkekörner. Zellen aus verschieden alten Kartoffelknollen, bei gleicher Vergrößerung, mit den darin enthaltenen Stärkekörnern. A aus einem jungen Knollen von 0,5 cm Durchmesser, wo die Stärkekörner höchstens 13,5 Mikromillimeter groß sind; B aus einem 2 cm großen Knollen, mit höchstens 35 Mikromillimeter großen Stärkekörnern; C aus einem erwachsenen Knollen, worin die Stärkekörner bis zu 51 Mikromillimeter lang sind.

Richtung des stärksten Wachsthums die geradlinige oder krummlinige Verlängerung der Richtung des schwächsten Wachsthums. Diese Linie, welche die Axe des Kornes heißt, geht stets durch den Kern. Der letztere liegt also hier excentrisch, der Seite des schwächsten Wachsthums genähert, und nach dieser Seite hin werden die meisten Schichten der rascher wachsenden Seite des Kornes immer dünner und hören hier ganz auf. Bei kugelförmigen ringsum gleichmäßig wachsenden Stärkekörnern, sowie bei den linsenförmigen Körnern in den Roggen-, Weizen- und Gerstenfrüchten bilden die Schichten um den im mathematischen Centrum liegenden Kern herum concentrische Schalen. In spindelförmigen oder langgezogenen Stärkekörnern (z. B. in den Cotyledonen der Bohne und Erbse) ist auch der Kern in der Richtung der größten Axe gestreckt und die Schichten lagern sich in gleichbleibender Dicke um diesen. Dass diese Structur der Stärkekörner nur auf dem ungleichen Wassergehalte, also auf einer ungleichen Quellung ihrer einzelnen Theile beruht, ergiebt sich daraus, dass die Schichtung nur dann deutlich sichtbar ist, wenn die Körner in Wasser liegen, dagegen beim Trockenwerden und bei Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln, wie Alkohol u. dergl., mehr oder weniger vollständig verschwindet.

Als zusammengesetzte Stärkekörner bezeichnet man solche, bei denen eine Anzahl mehr oder weniger polyedrischer Körner zusammen ein abgerundetes Ganzes bilden. Die Zahl der Theilkörner ist oft nur eine geringe, 2—5; derartige Formen sind bei vielen Pflanzen zu finden (Fig. 24). Doch kann die Zahl der Theilkörner auf viele Tausende steigen, wie z. B. bei den Stärkekörnern im Endosperm von Avena (Fig. 26) und Spinacia. Der Zusammenhang zwischen den einzelnen Theilkörnern ist

meist ein so lockerer, dass dieselben schon durch mäßigen Druck aus einander fallen. Es kommen auch halbzusammengesetzte Stärkekörner vor; hier enthält das Korn mehrere Kerne, welche jeder für sich von einer Anzahl von Schichten umgeben sind, auf die nach außen dem ganzen Korne gemeinsame Schichten folgen (Fig. 24 *B*).

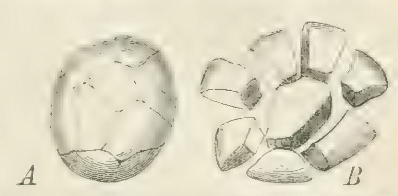


Fig. 26. Zusammengesetzte Stärkekörner aus der Frucht von Avena sativa. *A* ein ganzes Stärkekorn, *B* dasselbe durch Druck in seine Theilkörner zerfallen.

Entstehung und Wachsthum der Stärkekörner. Die Bildung von Stärkekörnern erfolgt nur in Zellen, welche noch Protoplasma enthalten. Darum kommt in den Tracheen und Tracheïden des Holzes, sobald diese ihr Protoplasma verloren haben, niemals Stärke vor; und das von FISCHER beobachtete ausnahmsweise Auftreten stärkeführender Tracheen und Tracheïden im Blattstiel von Plantago ist, wie dieser Forscher nachwies, dadurch zu erklären, dass noch Protoplasmareste in den stärkeführenden Gefäßen vorhanden sind. Auch enthalten nach SCHORLER die regelmäßig stärkeführenden Zellen des Holzes (Markstrahl- und Holzparenchymzellen), so lange in ihnen periodische Bildung und Auflösung von Stärke stattfindet, auch Protoplasma und Zellkern. Bei ihrer ersten Entstehung erscheinen die Stärkekörner immer als äußerst kleine punktförmige Körperchen, welche erst durch allmähliches Wachsen ihre normale Größe erreichen (Fig. 25). Diese Anfänge sind nun stets dem Protoplasma der Zelle eingelagert, wie denn auch das wachsende Stärkekorn von Protoplasma umgeben bleibt. Man hat vielfach gefunden, dass die jungen Stärkekörnchen mit Leukoplasten in Verbindung stehen, dass sie im Innern derselben sich bilden und, indem sie wachsen, die Masse des Leukoplasten zurückdrängen, so dass der letztere noch lange Zeit einseitig dem wachsenden Stärkekorne adhärirt, wobei nicht selten die excentrische Schichtenbildung des Stärkekornes eine regelmäßige Orientirung gegen den Leukoplasten zeigt. Es lag daher nahe, irgend eine Betheiligung der an den jungen Stärkekörnern sitzenden Leukoplasten an der Stärkebildung anzunehmen, und man hat dieselben daher auch als Stärkebildner bezeichnet. Besonders SCHMITZ und SCHIMPER vertreten die Ansicht, dass jede Stärkebildung an Leukoplasten oder an Chromatophoren überhaupt geknüpft sei, denn auch die Entstehung der Assimilationsstärke in den Chlorophyllscheiben würde sich dann mit unter diesen Gesichtspunkt bringen lassen. Dem gegenüber ist jedoch zu betonen, dass es in sehr vielen Fällen, wo Stärke in chlorophylllosen Zellen sich bildet, z. B. in den Kartoffelknollen, nicht gelingt, Leukoplasten an den jungen Stärkekörnchen nachzuweisen, sie scheinen oft wirklich nur dem Protoplasma eingebettet zu sein; und es muss erst noch entschieden werden, ob die Stärkebildner hier wirklich fehlen oder ob nur ihr Nachweis bisher nicht gelungen ist. Durch die Vergleichung des Aussehens und namentlich der Schichtungsverhältnisse jüngster und wachsender Stärkekörner mit

erwachsenen Körnern gewann Nägeli seine Theorie von dem Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception: sie wachsen nicht wie ein Krystall durch Apposition neuer Schichten von außen, sondern es werden neue Partikel des Bildungsstoffes zwischen die schon vorhandenen, sowohl in radialer als tangentialer Richtung, eingeschoben, wobei zugleich der Wassergehalt der einzelnen Stellen sich ändert. Das wachsende Stärkekorn muss nicht nur Wasser, sondern auch den zu seinem Wachsen erforderlichen Stoff in Form einer Lösung (vielleicht von Glykose) in seine Micellarinterstitien aufnehmen. Denn die jüngsten sichtbaren Stärkekörner bestehen aus homogener dichter wasserarmer Substanz; in dieser bildet sich später der centrale wasserreiche Kern. In der den Kern umgebenden dichten Schicht tritt dann eine neue weiche Schicht auf, wodurch die erstere in zwei dichte Schichten gespalten wird. Durch Einlagerung nehmen nun die Schichten an Dicke und Umfang zu; ist aber eine Schicht hinreichend dick geworden, so differenzirt sie sich bei fernerem Wachsthum in drei Schichten. Ist es eine dichte Schicht, so tritt in ihrer Mittelfläche wasserreiche Substanz auf und es entsteht zwischen den in zwei Lamellen gespaltenen dichten Schichten eine minder dichte. Und wenn eine wasserreiche Schicht eine hinreichende Dicke erreicht hat, so kann ihre mittlere Lamelle sich zu einer wasserärmeren verdichten. Aus dieser mit dem Wachsthum zusammenhängenden Differenzirung in Schichten erklärt sich auch die größere Schichtenzahl, die in der Richtung des stärksten Wachsthums eines Stärkekornes zu finden ist, sowie das Aufhören der Schichten gegen die Seite des schwächsten Wachsthums hin. Auch das häufige Auftreten von Rissen innerhalb der wachsenden Stärkekörner in Folge der Spannungen, die das ungleichmäßige Wachsen hervorbringt, sind nur mit der Intussusceptionstheorie vereinbar, wie diese denn überhaupt alle Erscheinungen in der einfachsten Weise erklärt. Die zwingendsten Gründe für dieselbe sah Nägeli aber in folgenden Argumenten. Angenommen, es fände die Schichtenbildung durch Auflagerung von außen statt, so müsste man auch Körner finden, deren äußerste Schicht eine wasserreiche ist. Dies ist aber niemals der Fall; immer ist die äußere Schicht die dichteste. Auch müssten die jüngsten Körner die Beschaffenheit des Kernes erwachsener Körner haben, aber der letztere ist stets weich, die jüngsten Körner immer dicht. Dem entgegen haben aber einige neuere Forscher versucht, alle diese Erscheinungen dennoch mit der Theorie des Wachsens durch Apposition von außen in Einklang zu bringen. Namentlich hat A. Meyer geltend gemacht, dass die abnehmende Dichtigkeit der inneren Partien der Stärkekörner auf der Einwirkung lösender Fermente beruhen könnte, da ja diastaseähnliche Fermente in den Pflanzen sehr verbreitet sind und die schließliche Auflösung aller Stärkekörner verursachen. Nägeli erklärte auch die Entstehung der zusammengesetzten und halb zusammengesetzten Stärkekörner nach der Intussusceptionstheorie durch innere Differenzirung aus einem einzigen ursprünglich homogenen Korne. Einen davon wesentlich verschiedenen Vorgang der Entstehung nahm er bei denjenigen Stärke-

körnern an, welche er als unechte zusammengesetzte Stärkekörner bezeichnete. Diese kommen durch wirkliches Zusammenwachsen ursprünglich getrennter Stärkekörner zu Stande, wie es bei den in den Chlorophyllscheiben enthaltenen sehr häufig der Fall ist. Nun hat aber SCHIMPER für eine ganze Anzahl von Pflanzen auch die Entstehung der zusammengesetzten Stärkekörner durch nachträgliche Verschmelzung von einzelnen Körnern nachgewiesen und nimmt für die halb zusammengesetzten Stärkekörner die gleiche Entstehung und eine dann erst erfolgende Umlagerung durch gemeinsame Schichten an. Die Frage des Wachsthums der Stärkekörner bedarf bei diesen widersprechenden Theorien einer weiteren gründlichen Untersuchung.

Im polarisirten Lichte zeigen die Stärkekörner ein zu ihrer geschichteten Structur in Beziehung stehendes optisches Verhalten. Bei gekreuzten Nicols erscheint nämlich an den Stärkekörnern ein helles vierarmiges Kreuz, welches immer senkrecht zur Schichtenbildung steht. Es hat daher bei den centrisch gebauten Stärkekörnern eine regelmäßige Gestalt; bei den excentrischen, z. B. bei denjenigen der Kartoffelknollen, fällt der Durchschnittspunkt des Kreuzes stets mit dem excentrisch liegenden Schichtencentrum zusammen. Selbst Stärkekörner, die keine Schichtung unterscheiden lassen, zeigen das Kreuz im Polarisationsmikroskope; und wir können auch an den zusammengesetzten Stärkekörnern im polarisirten Lichte so viel Kreuze erkennen, als Theilkörner vorhanden sind.

Die Bedeutung der Stärkekörner für das Leben der Pflanze muss allgemein darin gesucht werden, dass in ihnen kohlenstoffhaltiges organisches Material in fester Form zeitweilig niedergelegt wird, um zu einer späteren Zeit wieder in Lösung überzugehen und dadurch befähigt zu werden, aus der Zelle diosmotisch auszuwandern und andern Orts zu Neubildungen der Pflanze zu dienen. Darum finden wir die bedeutendsten Anhäufungen von Stärke und zugleich die größten überhaupt vorkommenden Stärkekörner in den Zellen derjenigen Gewebe, welche zur Aufspeicherung von Reservestoffen dienen, wie im Endosperm und in den Cotyledonen vieler Samen (Körner des Getreides sowie aller Gramineen und Cyperaceen, Samen der Polygonaceen, der meisten Papilionaceen etc.), in den Wurzelstöcken und perennirenden Wurzeln, sowie in den meisten Knollen (Kartoffelknollen), in der Rinde sowie in den Markstrahl- und Holzparenchymzellen des Holzkörpers der Bäume und Sträucher. Man kann solche Stärkekörner als R e s e r v e s t ä r k e bezeichnen. Eine ganz ähnliche Rolle spielen die Stärkekörner auch in denjenigen Zellen, wo sie als zellhautbildendes Material vorläufig aufgespeichert werden, indem die Zelle, welche sich damit erfüllt hat, später dieselben in Lösung bringt und aus diesem Material entweder sich selbst starke Verdickungsschichten ihrer Zellmembran aufbaut (z. B. die Membranschleime bildenden Zellen vieler Samen und Fruchtschalen) oder unmittelbar benachbarten Zellen zu dem gleichen Zwecke das gelöste Stärkematerial überlässt (wie die sogenannten Stärkescheiden den neben ihnen liegenden Bastfasern). Etwas Aehnliches finden wir fast in allen Zellen während der Periode ihres

Wachsens: es scheiden sich zerstreut im Protoplasma zahlreiche sehr kleine Stärkekörnchen aus, die bald wieder gelöst werden und das Material liefern, welches die wachsende Zellmembran beansprucht: sie sind verschwunden, wenn die Zelle erwachsen ist. Dies ist die sogenannte transitorische Stärke, die wir namentlich in den wachsenden Zellen der Stengel, Blätter und Wurzeln finden. Was endlich das Auftreten von Stärkekörnchen in den Chlorophyllkörpern anlangt, so hängt dieselbe in der Regel mit der Assimilation zusammen: die noch unbekannte organische Verbindung, welche die Pflanzen aus Kohlensäure und Wasser unter dem Einflusse der Lichtstrahlen in den Chlorophyllkörpern erzeugen, nimmt vorübergehend feste Form an und erscheint als kleine Stärkeeinschlüsse, die sogar ein gewisses Wachsthum zeigen, aber früher oder später wieder aufgelöst werden, denn sie verschwinden wieder aus dem Chlorophyll, indem sie offenbar in eine lösliche Verbindung sich umsetzen müssen, um nach den Orten zu wandern, wo dieses assimilirte kohlenstoffhaltige Material gebraucht wird. Man nennt diese Stärkekörner Assimilationsstärke.

Die Auflösung der Stärkekörner, die hiernach das endliche Schicksal aller dieser Gebilde ist, wird bewirkt durch das Auftreten stärkelösender Fermente im Protoplasma der betreffenden Zellen. Der Vorgang der Auflösung lässt sich mikroskopisch erkennen. Die Körner lösen sich nicht mit einem Male, sondern meist sehr allmählich. In den meisten Fällen wird zuerst die Oberfläche des Kornes angegriffen, aber gewöhnlich nicht in allen Theilen ganz gleichmäßig: einzelne Punkte der Oberfläche erscheinen wie angefressen, und von diesen aus breitet sich die Lösung weiter in tangentialer und radialer Richtung aus, so dass das Korn allmählich von außen nach innen abzuschmelzen scheint (Fig. 27 *A*, *B*). Oft schreitet aber der Process in gewissen Richtungen vorzugsweise fort (Fig. 27 *C*): es bilden sich unregelmäßige, ins Innere des Kornes dringende Kanäle und Spalten, und das Korn zerfällt dadurch oft in einzelne Stücke, die endlich völlig gelöst werden. Häufig kann man auch constatiren, dass die weicheren Schichten viel schneller als die dichteren gelöst werden, was man an einem viel deutlicheren Hervortreten der Schichtung bemerkt.



Fig. 27. Auflösung der Stärkekörner in dem keimenden Kartoffelknollen. In *A* ist das Stärkekorn noch wenig angegriffen, nur an der Oberfläche mit beginnenden Corrosionsstellen. In *B* ein Zustand, wo das Korn durch stärkeres Abschmelzen von außen bereits kleiner geworden ist. *C* eine Auflösungsform, wo das Korn durch von außen eindringende Kanäle wie durchfressen aussieht.

Manchmal beginnt auch die Lösung vom Inneren des Kornes aus, z. B. an den Stärkekörnern in den Cotyledonen der Bohne. Die Ursache dieser ungleichen Einwirkung des lösenden Fermentes auf das Stärkekorn ist noch nicht ermittelt.

Der mikrochemische Nachweis der Stärke ist durch Lösung von Jod in Wasser oder in Jodkaliumjodlösung leicht zu erbringen; je nach der Concentration der Jodlösung färben sich die Stärkekörner indigoblau bis schwarz. Schwieriger ist der Nachweis, wenn es sich um sehr kleine Stärkekörnchen handelt. Sind zugleich, wie z. B. in den Chlorophyllkörpern Farbstoffe vorhanden, so ist es zunächst vortheilhaft, die letzteren durch Behandlung mit Alkohol auszuziehen. Wenn man dann die Objecte mit Kalilauge oder mit concentrirter wässeriger Chloralhydratlösung versetzt, so quellen auch die kleinsten Stärkekörnchen kleisterartig auf, und vergrößern sich bedeutend, so dass sie nun bei Behandlung mit Jod an ihrer blauen Farbe deutlich sichtbar sind. Vielfach trifft man Stärkekörner, welche durch Jod keine rein blaue Farbe, sondern zwischen Roth und Blau liegende, also mehr violette Farbentöne annehmen. Man hat sogar mit Jod roth oder braunroth werdende Stärkekörner gefunden, z. B. im Samenmantel von Chelidonium majus, im Klebreis etc. Besonders werden oft diejenigen Stärkekörner, welche in der Auflösung begriffen sind, in dieser Weise gefärbt. Nach A. Meyer ist es nun wahrscheinlich, dass dieses Verhalten dadurch verursacht ist, dass in solchen Stärkekörnern außer echter Stärkesubstanz mehr oder weniger große Mengen von Amylodextrin und Dextrin enthalten sind. Diese Verbindungen sind eben die bei der Auflösung der Stärke zunächst sich bildenden Umwandlungsproducte und sie nehmen mit Jod eine rothe Färbung an.

C. Nägeli zeigte, dass Stärkemehlkörner, wenn sie mit Speichelferment bei erhöhter Temperatur (40—47° C.) oder mit sehr verdünnten Säuren behandelt worden sind, bedeutend substanzärmer erscheinen und sich mit Jod nicht mehr blau, sondern zunächst violett, bei weiterer Behandlung weinroth färben, und dass zuletzt Skelette übrig bleiben, welche in ihrer äußeren Form mit den unversehrten Körnern übereinstimmen, meist auch noch deutlich geschichtet sind, aber mit Jod sich rein gelb färben. C. Nägeli begründete auf dieses Verhalten die Ansicht, dass das Stärkemehlkorn aus zwei verschiedenartigen innig gemengten Substanzen bestehe: aus „Granulose", welche allein mit Jod sich blau färbe und durch jene Lösungsmittel extrahirt werde, und aus „Stärkecellulose", welche schwerer löslich, der Cellulose in ihrem Verhalten ähnlich sei und nach der Extraction der Granulose als Skelett zurückbleibe.

Nun hat aber Walther Nägeli nachgewiesen, dass das bei diesen Behandlungen sich ergebende Skelett aus einem Umwandlungsproduct der Stärke, dem Amylodextrin, besteht, welches in frischen Stärkekörnern, wenigstens in solchen, die mit Jod in gewöhnlicher Weise sich blau färben, nicht enthalten ist. Das Amylodextrin ist in kaltem Wasser fast unlöslich, wird dagegen in Wasser von 60° leicht gelöst und fällt aus einer solchen Lösung beim Erkalten nicht wieder aus; wohl aber scheidet es sich beim Abdampfen oder Gefrieren derselben in Form krystallinischer Scheibchen ab, die aus radial angeordneten Nadeln bestehen und durch reine wässrige Jodlösung nicht gefärbt werden. Nur Lösungen des Amylodextrins färben sich mit Jod violett oder purpurroth. Das Amylodextrin ist nur das erste Umwandlungsproduct, welches sich in verdünnten Säuren aus Stärke bildet; bei weiterer Einwirkung der Säure geht es in Dextrin und schließlich in Maltose, also in vollständig wasserlösliche Verbindungen über. W. Nägeli hat auch gezeigt, dass durch fortgesetzte Einwirkung verdünnter Säuren schließlich die gesammte Masse des Stärkekornes aufgelöst werden kann. Es ist daher kein Grund mehr vorhanden, in dem unversehrten Stärkekorne zwei verschiedene Substanzen, Granulose und Cellulose, wie es C. Nägeli that, anzunehmen.

Die Quellung der Stärkekörner erfolgt im reinen Wasser, wenn dasselbe

wenigstens auf 55° C. erhitzt ist; bei kleineren dichteren Stärkekörnern beginnt die Quellung erst bei 65°. Bei dieser Kleisterbildung quellen zuerst die wasserreichen inneren Theile; die äußere Schicht quillt kaum, sie wird daher zersprengt und bleibt in dem Kleister lange Zeit mit Jod als eine Haut nachweisbar. Verdünnte Kali- und Natronlösung, Chloralhydrat, Säuren etc. bringen schon bei gewöhnlicher Temperatur das Stärkekorn zum Aufquellen; nur wird darin auch die Stärkesubstanz sehr bald chemisch umgewandelt in Dextrin etc. Wenn man Stärkekörner im trockenen Zustande erhitzt, so werden sie bei etwa 200° C. so verändert, dass sie, wenn man sie nachher mit kaltem Wasser befeuchtet, aufquellen; die Substanz wird aber dabei auch chemisch verändert, nämlich in Dextrin verwandelt. Zerdrückt oder zerreibt man Stärkekörner, so lässt sich ein kleiner Theil der Stärkesubstanz in kaltem Wasser als Lösung ausziehen, aus welcher auf Zusatz von Jod eine blaue Masse ausfällt.

Der Wassergehalt des Stärkekornes, auf welchem auch seine Schichtung beruht, ergiebt sich daraus, dass, wenn man dasselbe austrocknen lässt oder mit wasserentziehenden Mitteln, wie Alkohol, behandelt, es sich deutlich zusammenzieht; die zurückbleibenden festen Moleküle rücken näher zusammen. Zugleich bilden sich beim Austrocknen Risse in den Stärkekörnern, welche die Schichten rechwinkelig durchbrechen; im Innern entsteht eine Hohlung, von welcher die Risse ausstrahlen; je weiter die letzteren nach außen dringen, desto enger werden sie, während sie in der Mitte des Kornes am weitesten sind. Daraus geht hervor, dass der stärkste Wasserverlust im Innern eintritt, dass also der Wassergehalt dort am größten war und nach außen stetig abnimmt; zugleich folgt aber auch daraus, dass die Cohäsion der Schichten in tangentialer Richtung geringer ist als in radialer Richtung.

Literatur. C. Nägeli, Die Stärkekörner. Pflanzenphys. Unters. von Nägeli u. Cramer. Heft II. — Ueber das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Mitth. d. bair. Ak. d. Wiss. zu München. 1881 pag. 391. — Sachs, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig 1865 § 107. — Walter Nägeli, Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe. Leipzig 1874. — Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Botan. Zeitg. 1880 pag. 881. — Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Daselbst 1881 Nr. 12. — A. Meyer, Ueber die Structur der Stärkekörner. Botan. Zeitg. 1881 pag. 841. — Ueber die wahre Natur der Stärkecellulose Nägeli's. Daselbst 1886 Nr. 41. — Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod roth färben. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1886 pag. 337 und 1887 pag. 171. — Schorler, Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen. Jena 1883. — Dafert, Beiträge zur Kenntniss der Stärkegruppe. Landwirthsch. Jahrb. 1886 pag. 259 und Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1887 pag. 108. — Fischer, Neuere Beobachtungen über Stärke in Gefäßen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1886 pag. XCVII. — Belzung, Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. des sc. nat. VII. sér. T. V. pag. 179.

§ 7. **Die übrigen festen Bestandtheile des Zellinhaltes.** Außer den bisher betrachteten organisirten Gebilden kommen in den Pflanzenzellen noch manche andere Körper vor, welche im Zellsaft und im Protoplasma unlöslich sind. Größtentheils handelt es sich hier um Zellenbestandtheile, welche nicht allgemein verbreitet sind, sondern deren Vorkommen jeweils nur auf gewisse Pflanzen oder auf gewisse Pflanzentheile beschränkt ist. Die wichtigsten derselben sind folgende.

1. Die stärkeähnlichen Gebilde. Manche Thallophyten, besonders Algen, enthalten in ihren Zellen körnige Bildungen, welche mit dem Stärkemehl die nächste Verwandtschaft haben, meistens auch das

dann fehlende echte Stärkemehl zu vertreten scheinen. Wir unterscheiden:

a. Florideen- oder Rhodophyceenstärke. Bei den Florideen, wo echte Stärkekörner fehlen, kommen in den Zellen farblose Körnchen vor, welche gegen Lösungsmittel wie echte Stärkekörner sich verhalten, aber mit Jod nur eine gelbbraune bis braunrothe Farbe annehmen*).

b. Paramylon. Im Protoplasma der Euglenen, welche ebenfalls keine Stärke besitzen, finden sich farblose Körnchen, welche mit vorstehendem Namen belegt worden sind, um ihre Aehnlichkeit mit Stärkekörnern anzudeuten. Wie diese sind sie quellbar in Kalilauge, zeigen dabei deutliche Schichtung und einen Kern von weicherer Substanz; aber mit Jod und anderen Färbungsmitteln tingiren sie sich nicht. Sie haben meist rundlich scheibenförmige oder stabförmige, bisweilen auch ringförmige Gestalt. Sie liegen meistens den Chromatophoren an und haben unzweifelhaft eine Beziehung zur Assimilation, da sie nur während derselben sich anhäufen, bei Unterdrückung derselben verschwinden**).

c. Cellulinkörner. Mit diesem Namen bezeichnet PRINGSHEIM***) bei den Saprolegniaceen vorkommende körnige Gebilde, welche bald einzeln bald in großer Anzahl innerhalb eines Schlauches auftreten und von scheiben- bis kugelförmiger Gestalt sind. Da sie in Jodlösungen ungefärbt und selbst in concentrirter Kalilauge ungelöst bleiben, aber in concentrirter Schwefelsäure und in Zinkchloridlösung löslich sind, so können sie weder aus Proteïnstoffen noch aus Stärke bestehen, sondern müssen der Cellulose verwandt sein. Sie werden auch später nicht wieder aufgelöst, können aber durch Verschmelzung mit der Zellmembran einen Verschluss der Schläuche nach der Zoosporenbildung bewirken.

2. Eiweißkörper von eigenthümlichen spindelförmigen, ring- oder fadenförmigen Gestalten fand MOLISCH†) in Zellen der Epidermis und des anstoßenden Rindengewebes der Epiphyllum-Arten. Sie zeigen Eiweißreaction, entstehen selbständig aus dem Protoplasma, scheinen aber nicht wieder aufgelöst zu werden, also Secrete zu sein.

3. Oeltropfen und Oelkörper. Fettes Oel wird von manchen Pflanzenzellen in großer Menge producirt. Besonders sind die Zellen des Endosperms und der Cotyledonen ölhaltiger Samen sehr reich daran; das Oel ist in ihnen ein Reservestoff, welcher bei der Keimung wieder verschwindet, indem er zur Ernährung der jungen Keimpflanze dient.

---

*) SCHMITZ, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882. — SCHIMPER, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. pag. 1.

**) SCHMITZ, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XV. pag. 1. — KLEBS, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen. I. pag. 233.

***) Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883 pag. 288.

†) Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1885 pag. 195. CHMIELEWSKY, Botan. Zeitg. 1887 pag. 117.

Das fette Oel entsteht stets im Protoplasma der Zelle, in der Regel in Form äußerst kleiner Tröpfchen, welche mit dem Protoplasma ähnlich wie in einer Emulsion innig vermengt sind. Sie fließen aber leicht zu größeren Oeltropfen zusammen, wenn die Zelle durchschnitten oder gedrückt worden ist, besonders auch wenn man Schwefelsäure auf das Protoplasma einwirken lässt. Das ölartige Aussehen dieser Tropfen, ihre Löslichkeit in heißem Alkohol oder in Aether, Chloroform etc., namentlich aber die Schwarzfärbung, welche sie mit Osmiumsäure annehmen (weil diese von ihnen zu schwarzem Osmium reducirt wird), lassen sie unter dem Mikroskop als fettes Oel erkennen. Auch im Protoplasma der Zellen vegetativer Organe kommen nicht selten einzelne kleine Körnchen vor, die sich als Oeltröpfchen ausweisen. Von dem Auftreten von Oeltröpfchen als Assimilationsproducte in Chlorophyllkörpern ist oben die Rede gewesen. Fettkrystalle wurden von PFEFFER*) in den Zellen des Samens von Elaeis, Bertholletia und Myristica in Form büschelförmig oder strahlig angeordneter Nadeln beobachtet. Eigenthümliche Gebilde sind die Oelkörper der Lebermoose: relativ große, glänzende, kuglige oder klumpenförmige Körper, welche einzeln oder zu mehreren im Zellsaft der chlorophyllführenden Zellen der Blätter und Stengel dieser Pflanzen liegen. Nach PFEFFER**) entstehen sie in den jungen Zellen durch Zusammenfließen von sehr kleinen Oeltröpfchen, welche im Zellsaft auftreten, und sind als Excrete zu betrachten, die beim weiteren Wachsthum keine Auflösung oder Verminderung erfahren. Eine hautartige wahrscheinlich aus Proteïnsubstanzen bestehende Hülle umgiebt diese Oelkörper, deren Substanz neben Oel noch Wasser und kleine Mengen eiweißartiger Substanz, manchmal auch Gerbstoff enthalten. Auch ätherische Oele und harzartige Körper, die bisweilen im Innern verschiedener Pflanzenzellen vorkommen, erscheinen in Form ölartiger Kügelchen und können an ihrer Löslichkeit in Alkohol erkannt werden.

4. Calciumoxalatkrystalle. Kleesaurer Kalk ist ein im Pflanzenreiche überaus weit verbreitetes Salz, welches vorzugsweise krystallinisch auftritt. Abgesehen von den unten zu besprechenden Fällen, wo Calciumoxalatkrystalle in der Zellmembran ihren Sitz haben, gehören dieselben dem Zellinhalte an: fast alle innerhalb der Zelle auftretenden Krystalle bestehen aus diesem Salze. Sie sind leicht auch mikrochemisch an den bekannten Reactionen auf oxalsauren Kalk zu erkennen: leichte Löslichkeit in Mineralsäuren ohne Blasenentwickelung, und Unlöslichkeit in Essigsäure; Anschießen der charakteristischen Gipsnadeln bei Behandlung mit Schwefelsäure in der Nähe der sich lösenden Krystalle. Wie alle Krystalle sind auch die in Rede stehenden im Polarisations-Mikroskop durch ihr Aufleuchten bei gekreuzten Nicols kenntlich. Die höheren Gewächse zeigen Calciumoxalatkrystalle in Zellen der verschiedensten

*) Untersuchungen über die Proteïnkörner etc. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. pag. 429.

**) Die Oelkörper der Lebermoose. Flora 1874 pag. 2.

Organe: in Wurzeln, Stengeln, Blättern, Früchten und sogar im Samen, wo wir sie oben als Einschlüsse in Aleuronkörnern schon kennen gelernt haben. Hauptsächlich haben sie ihren Sitz in den parenchymatischen Geweben, in Rinde und Mark der Wurzeln und Stengel und im Parenchym, beziehentlich im Mesophyll der Blätter. Und zwar ist die Art ihres Auftretens gewöhnlich die, dass nur ein einziger großer Krystall oder eine Krystalldruse von Calciumoxalat in einer Zelle enthalten ist, meist von solcher Größe, dass sie den Innenraum der Zelle zum guten Theil, ja manchmal fast ganz ausfüllt. Allein es sind gewöhnlich unter den zahlreichen Zellen, aus denen jene Gewebe bestehen, nur einzelne, zerstreut zwischen den übrigen liegende Zellen, welche durch einen solchen krystallinischen Einschluss sich auszeichnen. Dabei kann die krystallführende Zelle im übrigen ihren Nachbarn gleich sein, z. B. wie diese Chlorophyllscheiben, Stärkekörnchen etc. enthalten. Sehr häufig sind aber die krystallführenden Zellen auch noch durch andere Merkmale von den übrigen Zellen unterschieden, nämlich durch geringere oder bedeutendere Größe, durch andere Gestalt und besonders durch anderen

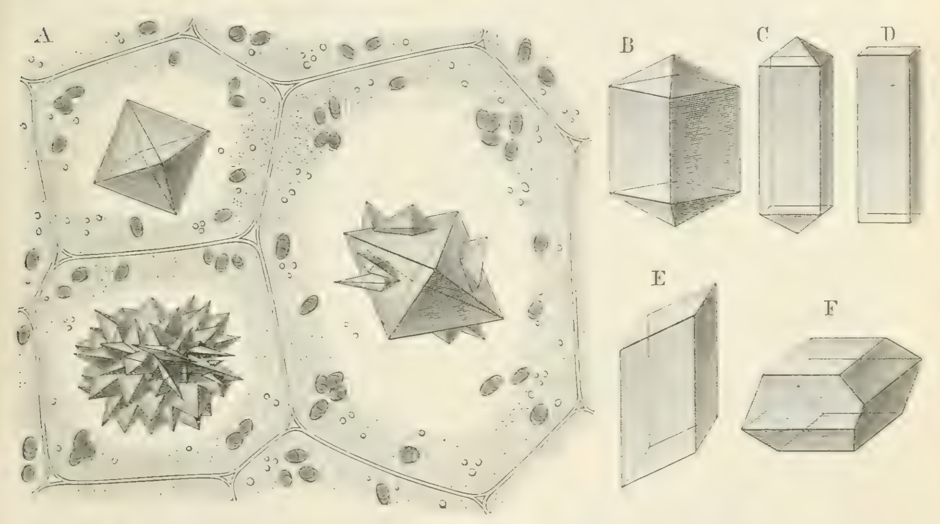


Fig. 28. Krystalle von Calciumoxalat, *A* in einigen Zellen des Blattstieles von Begonia manicata in Octaedern und in Krystalldrusen. *B—F* verschiedene Krystallformen des Calciumoxalates, *B* aus dem Blatte von Tradescantia discolor, *C* und *D* aus dem Blatt von Allium cepa, *E* aus dem Phloëm von Aesculus Hippocastanum, *F* aus dem Fiederstiel von Cycas revoluta. Nach Kny.

Inhalt, indem sie oft nichts weiter als einen großen Krystalleinschluss bergen oder indem sie, wie es bei den Gummischläuchen zahlreicher Monocotylen und Dicotylen der Fall ist, einen aus Gummischleim bestehenden Inhalt besitzen, in welchem dann in der Regel ein Bündel langer nadelförmiger Krystalle liegt.

Das Calciumoxalat tritt in sehr verschiedenen Krystallformen auf. Häufig kommen große schöne Individuen mit völlig ausgebildeten Krystallflächen vor, welche eine genaue krystallographische Bestimmung

gestatten. Dergleichen Krystalle finden sich z. B. im Parenchym der Blattstiele und Blätter von Begonia, in den Blättern von Tradescantia, Iris, Citrus, Cycas etc. (Fig. 28, S. 59). Sie gehören theils dem tetragonalen System an; diese erscheinen als Pyramiden oder mit Pyramiden combinirte Prismen; theils sind es monosymmetrische Krystalle, die als Rhomboeder, rhombische Tafeln, Octaeder und als Combinationen dieser mit anderen Formen sich erweisen. Viel häufiger sind indess Krystalldrusen, besonders in den Rinden vieler Holzpflanzen, im Rhizom von Rheum etc., indem um einen aus Proteïnstoffen bestehenden Kern sich zahlreiche Krystallindividuen sich gedrängt ansetzen, welche dann nur an den freien Außenseiten vollständig ausgebildet sind (Fig. 28 A). Unter den Monocotylen, besonders in den Verwandtschaften der Liliaceen, Orchideen, Aroideen, aber auch bei dicotylen Holzpflanzen, z. B. beim Weinstock, ist eine Krystallform des oxalsauren Kalkes sehr häufig, die man als Raphiden (Nadelbündel) bezeichnet (Fig. 29). Meistens vereinzelt im Parenchym liegende langgestreckte Zellen sind es, die im ausgebildeten Zustande nur Gummischleim enthalten, und zugleich zahlreiche lange, sehr dünne Nadeln, welche wie ein Bündel parallel dicht nebeneinander liegen, einschließen. In Form strahliger Kugeln (Sphärokrystalle) findet sich Calciumoxalat in den Auftreibungen mancher Hyphen des Myceliums von Phallus caninus, nach Möbius auch in den Zellen einiger Cacteen.

Fig. 29. Calciumoxalatkrystalle in der grünen Rinde des Weinstockes. Der Längsschnitt durch die Rinde zeigt größtentheils Chlorophyllscheiben enthaltende, aber krystallfreie Zellen mit Zellkern. Vereinzelt zwischen denselben liegen Zellen, welche keine Chlorophyllscheiben, aber Krystallbildungen enthalten; theils in Form eines Nadelbündels (Raphiden) bei *r* (bei *a* ist durch Aufschneiden der Zelle das Krystallnadel-Bündel herausgerissen worden), theils in Form von Krystalldrusen bei *d*.

Soweit die Entstehung der Calciumoxalatkrystalle verfolgt worden ist, findet dieselbe im Protoplasma der jungen Zelle statt; allerdings scheidet

sich oft schon frühzeitig eine mit Zellsaft erfüllte und allmählich größer werdende Vacuole um die Krystalle aus, und diese vergrößern sich darin noch bedeutend. An manchen dieser Krystalle lässt sich, wenn sie langsam in verdünnter Salzsäure gelöst werden, ein aus Proteïnstoffen bestehendes dünnes Häutchen nachweisen, welches die Krystalle überzieht und bei deren Auflösung zurückbleibt; dasselbe muss daher wohl als ein Protoplasmaüberzug betrachtet werden. Bei manchen Pflanzen aber sind die Krystalle im ausgebildeten Zustande sogar von einer Cellulosemembran vollkommen eingehüllt, welche entweder direct an der Zellmembran anliegt oder durch Cellulosebalken mit dieser in Verbindung steht. Solche Bildungen wurden zuerst von Rosanoff im Marke von Kerria japonica und Ricinus communis, sowie bei verschiedenen Aroideen entdeckt, dann von anderen Forschern auch noch in vielen anderen Pflanzen nachgewiesen. Nach Pfitzer entstehen bei Citrus auch diese Krystalle frei im Protoplasma, werden aber dann allseitig von einer offenbar vom Protoplasma abgeschiedenen Cellulosemembran umgeben, die erst nachträglich mit der äußeren Zellmembran verschmilzt.

Literatur. Sanio, Ueber die in der Rinde dicotyler Holzgewächse vorkommenden krystallinischen Niederschläge und deren anatomische Verbreitung. Monatsber. d. Berliner Akad. April 1857 pag. 252. — Holzner, Ueber Krystalle in den Pflanzenzellen. Flora 1864 pag. 273, 556 und 1867 pag. 499. — Rosanoff, Ueber die Krystalldrusen im Marke von Kerria japonica und Ricinus communis. Botan. Zeitg. 1865 pag. 329. — Ueber Krystalldrusen in Pflanzenzellen. Daselbst 1867 pag. 41. — De La Rue, Ueber Krystalldrusen bei einigen Pflanzen. Botan. Zeitg. 1869 pag. 537. — Poulsen, Ein neuer Fundort der Rosanoff'schen Krystalle. Flora 1877 pag. 45. — Pfitzer, Ueber die Einlagerung von Kalkoxalat-Krystallen in die pflanzliche Zellhaut. Flora 1872 pag. 97. — Möbius, Sphärokrystalle von Kalkoxalat bei Cacteen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1885 pag. 178. — De Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877 pag. 144.

5. Gipskrystalle beobachtete Fischer*) in den Zellen mancher Desmidiaceen, besonders in den rundlichen Vacuolen an den Enden der Closteriumzellen, worin sie als sehr kleine Kryställchen sichtbar in lebhafter Molecularbewegung begriffen sind. Durch ihre Unveränderlichkeit in Schwefelsäure, sowie in Essigsäure sind sie leicht von Calciumoxalat zu unterscheiden.

6. Kieselkörper. Die Kieselsäure hat in der Pflanze gewöhnlich ihren Sitz in der Zellmembran, wie wir unten sehen werden. Es sind aber einige Fälle bekannt, wo aus Kieselsäure bestehende Körper das Innere gewisser Zellen meist vollständig ausfüllen. Solche Körper finden sich in der Rinde, in der Epidermis und in den die Gefäßbündel begleitenden Zellen des Blattes vieler Chrysobalaneen, Dilleniaceen und Magnoliaceen, ferner vieler Palmen, Orchideen, Marantaceen, Podostemoneen, sowie bei Galipea macrophylla. Als Kieselsäure erweisen sich diese Körper dadurch, dass sie in keinem anderen Lösungsmittel als Fluorwasserstoffsäure löslich sind, und dass man sie isoliren kann, wenn man die

*) Ueber das Vorkommen von Gipskrystallen bei den Desmidiaceen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIV. pag. 133.

betreffenden Schnitte auf dem Deckglase glüht oder mit Schwefelsäure und Chromsäure behandelt, wodurch alle organische Substanz zerstört wird. Sie haben rundliche, bei den Palmen traubenförmige, bei den Orchideen einseitig in der Mitte verdickte scheibenförmige Gestalt. Bei Galipea sitzen sie der den Bastzellen zugekehrten Membran der betreffenden Zellen an und haben deutliche Schichtung und radiale Streifung, ähnlich wie Sphärokrystalle.

Literatur. Crüger, Westindische Fragmente. Botan. Zeitg. 1857 pag. 281. — H. v. Mohl, Ueber das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen. Botan. Zeitg. 1861 pag. 209. — Rosanoff, Ueber Kieselsäureablagerungen in einigen Pflanzen. Botan. Zeitg. 1871 pag. 749. — Ueber Krystalldrusen in Pflanzenzellen. Daselbst 1867 pag. 41. — Pfitzer, Beobachtungen über Bau und Entwickelung epiphytischer Orchideen. Flora 1877 pag. 241. — Cario, Anatomische Untersuchung von Tristicha hypnoides. Botan. Zeitg. 1881 Nr. 2.

7. Ausscheidungen von Schwefel in lebenden Pflanzenzellen hat Cohn*) an Beggiatoen nachgewiesen, wenn dieselben in Substraten, die reich an organischen Substanzen sind, vegetiren. Der Schwefel tritt hier in Form kleiner, stark lichtbrechender Körnchen auf, welche bei älteren Individuen häufig den Innenraum der Zelle fast ganz erfüllen. Sie sind unlöslich in Wasser und Salzsäure; von Salpetersäure und chlorsaurem Kali, desgleichen von Schwefelkohlenstoff werden sie gelöst, ebenso von heißer Kalilauge oder schwefelsaurem Natron. Winogradsky**) zeigte, dass diese Pilze den Schwefel durch Oxydation aufgenommenen Schwefelwasserstoffes erzeugen und denselben auch noch weiter zu Schwefelsäure oxydiren.

§ 8. **Der Zellsaft und die in ihm gelösten Stoffe.** Von Wasser sind zwar sowohl die Zellmembran als auch das Protoplasma jeder Zelle durchtränkt, aber unter Zellsaft verstehen wir nur diejenige wässerige Flüssigkeit, welche abgesondert von dem Protoplasma in dessen Saftraum und in dessen Vacuolen als ein gleichförmig klarer Saft enthalten ist. Wie wir in § 1 und 2 kennen gelernt haben, sind solche saftführende Räume im Protoplasma der jüngsten Zellen gewöhnlich noch nicht vorhanden; das Protoplasma erfüllt hier in der Regel allein die ganze Zelle, und erst mit dem Größerwerden der letzteren erscheinen runde mit klarem Saft erfüllte Vacuolen, welche entweder als solche verbleiben, oder gewöhnlich zuletzt zu einem einzigen großen Saftraum sich vereinigen, der nun vom Protoplasmasack umgeben ist, und dessen Saft in dem Maße sich anhäuft, als die wachsende Zelle an Volumen zunimmt. Doch kommen nicht selten schon in den jüngsten Meristemzellen kleine saftführende Vacuolen in dem Protoplasma vor. Wir haben auch in § 2 gesehen, dass mitunter in erwachsenen Zellen solche kugelrunde Vacuolen von dem übrigen Protoplasma und vom Zellsafte sich isoliren als sogenannte Saftbläschen, indem das den Vacuolensaft umschließende Proto-

*) Untersuchungen über Bakterien. Beitr. z. Biol. d. Pfl. I. Heft 3 pag. 141.
**) Ueber Schwefelbacterien. Bot. Zeitg. 1887 Nr. 32—37.

plasma einer Seifenblase vergleichbar nur noch ein feines, scharf umschriebenes Häutchen darstellt. Die Flüssigkeit, welche die Vacuolen und den Saftraum des Protoplasmas, sowie die Saftbläschen erfüllt, ist wohl niemals reines Wasser, sondern stellt eine Lösung verschiedenartiger und wechselnder Stoffe dar. Wir sind auch berechtigt anzunehmen, dass die darin gelösten Stoffe großentheils auf den Zellsaft beschränkt, nicht zugleich im Protoplasma enthalten sind. Dies ist z. B. bei den im Zellsaft gelösten Farbstoffen direct wahrnehmbar, denn das Protoplasma, welches in solchen Zellen den gefärbten Saft umgiebt, erscheint farblos. Ebenso unzweifelhaft ist dies z. B. bezüglich der so häufig vorkommenden sauer reagirenden Zellsäfte; sind in solchen Zellen Chlorophyllkörper im Protoplasma enthalten, so zeigen diese sich unverändert, was nicht der Fall sein könnte, wenn die sauer reagirende Flüssigkeit vom Protoplasma aufgenommen würde, weil eine solche das Chlorophyll rasch zerstört. Das lebende Protoplasma hindert die von ihm eingeschlossenen Lösungen am diosmotischen Austritt, und darum können sogar in einer und derselben Zelle in den einzelnen Vacuolen verschiedenartige Lösungen enthalten sein, die sich nicht vermischen. So findet man z. B. manchmal in farbstoffführenden Zellen Vacuolen oder Saftbläschen mit gefärbtem und solche mit farblosem Safte in einer und derselben Zelle.

Man kann im Allgemeinen sagen, dass diejenigen Stoffe, welche im Safte ausgepresster Pflanzentheile makrochemisch sich nachweisen lassen, im Zellsafte der betreffenden Zellen enthalten sein müssen. Mikrochemisch lassen sich freilich die betreffenden Stoffe meist nur in beschränkter Anzahl nachweisen, da es uns noch vielfach an hierzu geeigneten Reactionsmethoden fehlt. Eine unerlässliche Bedingung dabei ist es jedenfalls, die dazu zu verwendenden Schnitte so herzustellen, dass darin völlig intacte Zellen, welche ihren Saft noch enthalten, vorhanden sind; man muss daher bei langgestreckten Organen, wie Wurzeln, Stengeln, Blattstielen, in denen auch die Zellen in der Längsrichtung gestreckt sind, immer Längsschnitte anwenden, weil in Querschnitten fast sämmtliche Zellen durchschnitten sind.

Zu den wichtigsten Bestandtheilen des Zellsaftes gehören die Zuckerarten. Die reducirenden Zuckerarten, also namentlich Glykose, sind mikrochemisch dadurch nachweisbar, dass, wenn die betreffenden Schnitte kurze Zeit in Kupfersulfatlösung gelegt, dann abgewaschen in erwärmte Kalilauge gebracht werden, ein ziegelrother Niederschlag von Kupferoxydul im Innern der betreffenden Zellen auftritt. Die nicht reducirenden Zuckerarten, wie besonders der Rohrzucker, geben bei dieser Reaction nur eine blaue Inhaltsflüssigkeit*). — Als lösliche Stärke**) ist eine in den Epidermiszellen oberirdischer Theile

*) Sachs, Reactionsmethoden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1859. XXXVI. Nr. 13.

**) Dufour, Recherches sur l'amidon soluble. Bull. soc. Vaud. des sc. nat. 3. sér. Vol. XXI. pag. 227.

weniger Pflanzen (Gagea, Ornithogalum, Saponaria) gelöst vorkommende Substanz bezeichnet worden, welche mit Jod eine krystallisirende blaue Verbindung giebt, deren chemische Natur aber noch unbekannt ist. — Gummi als klarer Gummischleim im Inhalte mancher Zellen, z. B. der Gummischläuche vieler Monocotylen, gerinnt durch Alkohol zu einer trüben amorphen Masse. — Inulin*), im Zellsafte unterirdischer Organe mancher Compositen und verwandter Pflanzen gelöst enthalten, wird erkannt an der Bildung schöner Sphärokrystalle beim Einlegen der Schnitte oder der ganzen Pflanzentheile in Alkohol. Verwendet man dünne Schnitte, so schlagen sich nur kleine Sphärokrystalle in den Zellen nieder. Legt man aber größere Gewebestücke vorher in Alkohol, so bilden sich an einzelnen Punkten im Gewebe sehr schöne und große Sphärokrystalle von Inulin, welche von der Zellwand aus krystallisiren und als rundliche oder traubige Gebilde auftreten, die aus strahlig angeordneten krystallinischen Elementen bestehen (Fig. 30). Wie alle doppeltbrechenden Gebilde, so zeigen auch sie im Polarisationsmikroskop das unter solchen Umständen zu Stande kommende helle Kreuz. In Wasser lösen sie sich wieder auf; desgleichen in Alkalien und Säuren. Jodlösungen bringen keine Färbung an ihnen hervor. Doch sind nicht alle bei Behandlung von Schnitten mit Alkohol entstehenden Sphärokrystalle ohne weiteres für Inulin zu halten. Aus Hesperidin bestehen nach PFEFFER**) diejenigen, welche in den Fruchtknoten und unreifen Früchten

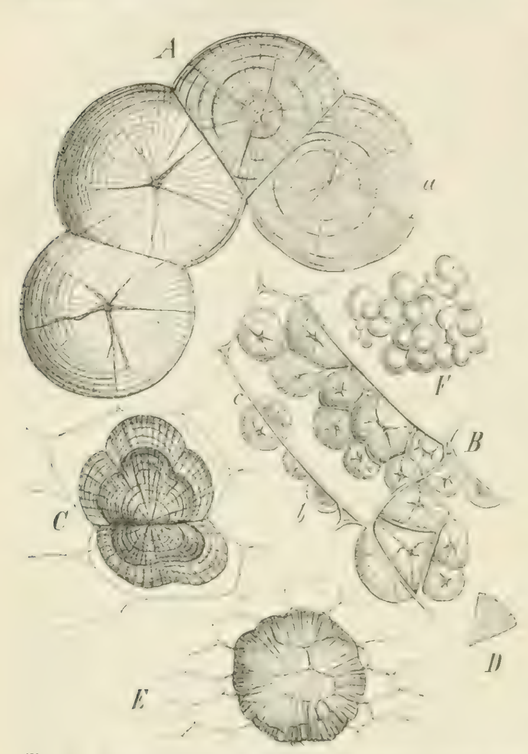


Fig. 30. Sphärokrystalle von Inulin. *A* aus einer wässerigen Lösung nach $2^1/_2$ Monaten abgesetzt; bei *a* beginnende Einwirkung von Salpetersäure. — *B* Zellen des Knollens von Dahlia variabilis nach Liegen in Alkohol. — *C* zwei Zellen aus Alkoholmaterial eines oberen Internodiums von Helianthus tuberosus, mit halben Sphärokrystallen, die ihr gemeinsames Centrum in der Mitte der trennenden Zellwand haben. *D* Bruchstück eines Sphärokrystalles. — *E* ein großer viele Zellen umfassender Sphärokrystall aus Alkoholmaterial eines alten Knollens von Helianthus tuberosus. — *F* Inulin nach Verdunsten des Wassers aus einem dünnen Schnitt eines Knollens von Helianthus tuberosus. 550mal vergrößert, *E* schwächer vergrößert. Nach SACHS.

*) SACHS, Botan. Zeitg. 1864 pag. 77. — PRANTL, Das Inulin. München 1870.

**) Hesperidin, ein Bestandtheil einiger Hesperideen. Botan. Zeitg. 1874. pag. 529.

von Citrus Limonium und Citrus Aurantium durch Alkoholbehandlung sich bilden. Asparagin*, ein in weiter Verbreitung im Pflanzenreiche vorkommendes, in Wasser lösliches Amid, gehört dem Zellsafte an und kann nachgewiesen werden dadurch, dass es in Form kleiner nadel- oder spießförmiger Kryställchen sich abscheidet, wenn die Zellen wiederholt, d. h. bis zum Verschwinden ihres Wassers, mit absolutem Alkohol behandelt werden; solche Asparaginkrystalle lösen sich dann auch nicht auf, wenn man eine concentrirte wässerige Asparaginlösung zusetzt. Gerbstoffe**, in den Rinden, aber auch in anderen Geweben der meisten Holzpflanzen und mancher Kräuter und sogar unter den Algen verbreitete Verbindungen, gehören wohl vorwiegend dem Zellsafte an. Werden solche Zellen in eine Eisenchloridlösung gelegt, so bildet sich in ihnen der bekannte schwarze Niederschlag; Kalilauge färbt solche Zellen röthlichbraun; Kaliumbichromat bringt einen braunen Niederschlag hervor; legt man die Pflanzentheile erst einige Tage in eine Kupferacetatlösung, welche in den gerbstoffhaltigen Zellen einen dunklen Niederschlag bildet, so erhält man bei nachheriger Behandlung mit Eisenacetatlösung, je nachdem ein eisenbläuender oder eisengrünender Gerbstoff vorhanden ist, einen entsprechend gefärbten Niederschlag. Bei den Gerbstoffen kommt nicht selten der oben erwähnte Fall vor, dass besondere von einer Protoplasmahaut gebildete Bläschen damit erfüllt sind. Es sind dies die sogenannten Gerbstoffkugeln, welche, weil sie eine sehr concentrirte Lösung von Gerbstoff enthalten, eine an Oeltropfen erinnernde starke Lichtbrechung besitzen. Sie kommen häufig in gerbstoffhaltigen Rinden, auch unter den Algen bei verschiedenen Conjugaten und Phäosporeen vor. Werden die betreffenden lebenden Zellen in eine ganz verdünnte Lösung von Methylenblau gebracht, so speichern die Gerbstoffbläschen den Farbstoff reichlich auf und erscheinen intensiv blau gefärbt.

Viele Farbstoffe kommen gelöst im Zellsafte vor. Besonders gilt das von einem mit dem Namen Anthocyan bezeichneten Pigment von bald rosarother, bald violetter bis blauer Farbe, welches die Ursache der Färbung vieler Pflanzentheile ist. Es bedingt die rothe oder blaue Farbe der Blätter mancher Varietäten, z. B. der Rüben, des Kohls, von Amaranthus, der Blutbuche und anderer rothblättriger Gehölzvarietäten; es bildet den rothen Saft der Wurzeln der rothen Rüben; es ist die Ursache der vorübergehenden Röthung der jungen Triebe sehr vieler Kräuter und Holzpflanzen, sowie der herbstlichen Rothfärbung des Laubes des wilden Weins und einiger anderer Holzpflanzen; es bedingt endlich

*) Borodin, Botan. Zeitg. 1878 pag. 803.

**) Nägeli u. Schwendener, Das Mikroskop 1867 pag. 492. — Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. aus d. bot. Inst. z. Tübingen II. pag. 179. — Moll, Botan. Centralbl. XXIV. pag. 250. — J. af Klercker, Studien über die Gerbstoffvacuolen. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 13. III. Nr. 8. Stockholm 1888. — Möller, Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888 pag. LXVI.

die rosenrothe, violette, blaue bis schwarzblaue Farbe vieler Blumenblätter und beerenartiger Früchte, wie Kirschen, Weinbeeren, Heidelbeeren etc. Es können sowohl Zellen der Epidermis, als auch des Parenchyms der genannten Pflanzentheile mit diesem Farbstoff versehen sein, und nicht selten liegen solche farbige Zellen unmittelbar neben farblosen Zellen. Der Zellsaft ist durch den darin aufgelösten Farbstoff gewöhnlich stark roth oder blau gefärbt, während Protoplasma und Zellhaut völlig farblos sind. Bisweilen ist der Farbstoff auch nur in dem Safte einzelner blasenförmiger Vacuolen, welche in der übrigens ungefärbten Zelle auftreten, enthalten; solche Farbstoffbläschen kommen besonders in bunten Blumenblättern und in farbigen Beeren vor. Es hindert auch nichts das Zusammenvorkommen von Chlorophyll und rothem Saft in einer und derselben Zelle, da der letztere auf den Saftraum beschränkt ist und das erstere in dem stets farbstofffreien Protoplasmasack sich befindet. Besonders in den rothgefärbten Blättern haben viele chlorophyllführende Mesophyllzellen einen durch Anthocyan gefärbten Zellsaft. Wahrscheinlich handelt es sich aber bei dem Anthocyan um verschiedenartige Farbstoffe, von denen jedoch noch keiner chemisch genügend bekannt ist. Vielfach ist in solchen Farbstoffzellen Gerbstoff nachzuweisen; nach WIGAND*) soll den rothen und blauen Farbstoffen ein farbloses Chromogen zu Grunde liegen, welches mit dem Gerbstoffe verwandt ist und direct aus ihm hervorgeht; das Verschwinden der Farbstoffe beruhe auf der Rückbildung in Gerbstoff.

Endlich sind auch viele organische und anorganische Salze im Zellsafte aufgelöst. Nur ist der mikrochemische Nachweis derselben bislang noch sehr ungenügend. Salpetersaure Salze verrathen sich an der Blaufärbung, welche eine Lösung von Diphenylamin in concentrirter Schwefelsäure hervorbringt**). Phosphorsaurer Kalk scheidet sich bei Behandlung mit Alkohol in Form von Sphärokrystallen, ähnlich denen des Inulins, innerhalb der Zellen ab***). Für Kali, Magnesia, Chlor, Schwefelsäure, welche allgemein in den Pflanzensäften verbreitet sind, fehlt es zur Zeit noch an einem mikrochemischen Reagens.

§ 9. **Die Zellhaut oder Zellmembran.** Jede fertige, vollständig ausgebildete Pflanzenzelle ist von einer festen elastischen Haut umgeben, mit deren Innenseite der Protoplasmakörper sich in unmittelbarer Berührung befindet, von welcher der letztere aber bei Einwirkung wasser-

*) Rothe und blaue Färbung von Laub und Frucht. Forschungen aus dem bot. Gart. zu Marburg. Heft 2. 1887 pag. 218.

**) MOLISCH, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1887 pag. 221. — FRANK, Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in der Pflanze. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887 pag. 472.

***) HANSEN, Ueber Sphärokrystalle. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. III. pag. 92. — LEITGEB, Ueber die durch Alkohol in Dahliaknollen hervorgerufenen Ausscheidungen. Botan. Zeitg. 1887 pag. 129 und Ueber Sphärite. Mitth. d. bot. Inst. Graz. II. pag. 257. — BACCARINI. Malpighia II. 1888 pag. 1.

entziehender Mittel und oft schon in Folge der Präparation sich leicht zurückzieht, wobei dann die Zellmembran frei für sich allein stehen bleibt und in ihrem Aussehen deutlich erkannt werden kann (vergl. Fig. 8).

Wie wir unten bei der Zellbildung näher sehen werden, ist auch die Zellmembran ein Product des Protoplasmas. Im frühesten Zustande, sobald die junge Zelle eine Membran bekommen hat, erscheint die letztere als ein dünnes, gleichförmiges Häutchen mit völlig glatten Oberflächen. Durch fortgesetzte Ausscheidung zellhautbildender Substanz aus dem Protoplasma und Einlagerung derselben zwischen die Moleküle der bereits vorhandenen Haut wächst diese so, dass einerseits ihre Oberfläche, andererseits ihre Dicke vergrößert wird. Wir unterscheiden diese beiden Wachsthumsformen als Flächenwachsthum und Dickenwachsthum. Die Art und Weise beider Wachsthumsvorgänge zeigt unendliche Mannigfaltigkeit. Es würde ein vergebliches Bemühen sein, eine Erklärung derselben aus bestimmten einfach physikalischen Gesetzen suchen zu wollen. Aber in der natürlichsten Weise werden sie überall verständlich, wenn sie betrachtet werden mit Rücksicht auf die specifische Natur der Zelle, auf die Bedürfnisse der Pflanze und auf die Aufgabe, welche die betreffende Zelle im Leben der Pflanze zu erfüllen hat.

Das Flächenwachsthum der Zellhaut ist die eigentliche Ursache der Volumenvergrößerung, also des Wachsens der ganzen Zelle. In der Regel überwiegt anfangs das Flächenwachsthum, die Zellmembran bleibt daher meist eine gleichmäßig dünne Haut, bis sie ihr Flächenwachsthum beendet hat, bis die Zelle also erwachsen ist. Würde das Flächenwachsthum an allen Punkten der Haut gleichmäßig erfolgen, so müsste die wachsende Zelle die Gestalt, welche sie in der Jugend hatte, beibehalten. Dieses ist aber nur bei den wenigsten Zellen der Fall. Meist ist das Flächenwachsthum an verschiedenen Stellen des Umfanges ungleichartig und daraus folgt, dass außer der Zunahme des Zellumfanges auch Gestaltveränderungen bewirkt werden. Es können daher Zellen, die anfänglich ähnlich geformt waren, einander ganz unähnlich werden. Bei den vielzelligen Organen der höheren Pflanzen ist dies der gewöhnliche Fall: die in den Vegetationspunkten dieser Organe befindlichen Zellen (Meristem-Zellen) sind von einander kaum zu unterscheiden, im Allgemeinen von polyedrischer, isodiametrischer Gestalt;



Fig. 31. Sclerenchymzelle, dickwandig, mit ihren Armen v zwischen die Parenchymzellen P eingeschoben, aus dem Blatte von Camellia japonica. F ein sehr dünner Fibrovasalstrang. Nach SACHS.

im erwachsenen Organe liegen die mannigfaltigsten Formen von Zellen nebeneinander (Fig. 31, S. 67). Wenn Zellen, welche anfangs z. B. kugelig oder polyedrisch sind, später kegelförmige oder cylindrische oder sogar lange schlauchförmige Gestalt annehmen oder hingegen platt tafelförmig werden, wobei sie bald von geradlinigen, bald von wellenförmigen Seitenwänden begrenzt erscheinen, so lässt sich ohne Weiteres sagen, in welchen Richtungen das Flächenwachsthum gefördert gewesen sein muss. Wir bezeichnen das ungleichförmige Flächenwachsthum als Spitzenwachsthum, wenn an einem Punkte des Umfanges die Flächenzunahme ein Maximum zeigt, und von dort aus die Intensität dieses Vorganges allseitig abnimmt, um in bestimmter Entfernung ein Minimum zu erreichen. Jener Theil ragt daher zunächst als eine Ausstülpung hervor und kann endlich zu einem langen Schlauche sich verlängern, der dabei immer auf seinem gerundeten Ende den Herd des Wachsthums behält. Die Gestalt vieler Haare, z. B. der Wurzelhaare, das Austreiben der Pollenschläuche aus den Pollenkörnern und der Keimschläuche aus den Sporen ist auf diese Weise zu erklären. Bilden sich neue Wachsthumsspitzen unterhalb des fortwachsenden Endes eines Schlauches, so verzweigt sich der letztere, wie bei vielen Fadenalgen und Pilzfäden. Treten an einer anfangs rundlichen Zelle mehrere Punkte mit Spitzenwachsthum hervor, so kann sie sternförmig werden. Dahingegen reden wir von intercalarem Wachsthum, wenn die Einlagerung neuer Substanz innerhalb eines in der Zellhautfläche liegenden Gürtels stattfindet, der sich dadurch verbreitert. Unter diesen Typus fallen eigentlich alle im gegenseitigen Verbande liegenden Zellen, wenn sie zu cylindrischer Form sich verlängern; es ist hier nicht ein schmaler Gürtel, sondern die ganze Seitenwand der Zelle, worin das Flächenwachsthum stattfindet; so thun es z. B. die Zellen der meisten Fadenalgen, und die Parenchymzellen der wachsenden Wurzeln, Stengel und Blattstiele der Gefäßpflanzen. Einen eigenthümlichen Fall des intercalaren Flächenwachsthums finden wir bei den Oedogonien (Fig. 32). Die innerste Verdickungsschicht der Zellhaut bildet unterhalb der Querwand eine ringförmige, nach innen als Wulst vorspringende Einfaltung (*w* in *A*); dort spaltet sich die ältere äußere Schicht der Zellhaut wie durch einen Kreisschnitt getrennt, in zwei Stücke, die nun aber auseinanderweichend durch eine Zellhautzone *w'* in *B* verbunden

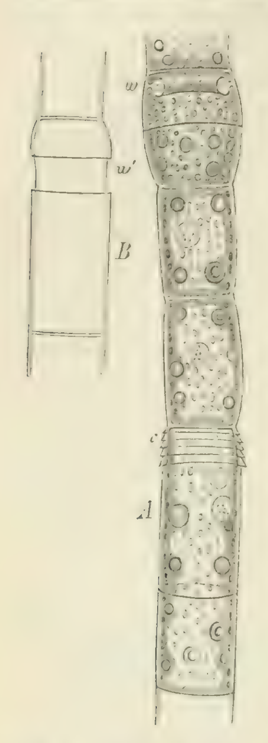
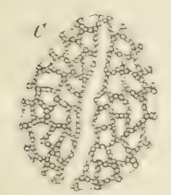


Fig. 32. Zellen von Oedogonium. *A* ein Zellenfaden, welcher unterhalb der Querwand eine ringförmige, nach innen als Wulst vorspringende Ablagerung von Zellstoff (*w*) bildet. Dort spaltet sich die Zellhaut in zwei Stücke, die nun aber auseinanderweichend durch eine Zellhautzone *w'* in *B* verbunden bleiben. Indem sich das öfter wiederholt, entsteht die bei *c* in *A* dargestellte Kappenbildung. Nach Sachs.

bleiben, welche sich durch Ausbreitung der Falte *a* bildet. Nach Einschiebung dieser neuen Cylinderzone erfolgt die Zelltheilung; und da sich dies nun öfters wiederholt, so entsteht die in *A* bei *c* dargestellte Kappenbildung der Membran.

Das Dickenwachsthum der Zellhaut ist ebenfalls in der Regel ungleichförmig und dadurch wird gewöhnlich eine sehr charakteristische Sculptur der Oberfläche der Zellhaut hervorgebracht. Es können stärker verdickte Stellen nach außen oder nach innen vorspringen. Je nachdem das erstere oder das letztere der Fall ist, liegt ein centrifugales oder ein centripetales Dickenwachsthum vor.

Centrifugale Wandverdickungen können natürlich nur an freiliegenden Zellhautflächen vorkommen, vor allen Dingen also an den Pollenkörnern der Phanerogamen und an den Sporen der Kryptogamen, weil diese Zellen sich vollkommen aus dem Gewebeverbande isoliren. Die auf der äußeren Oberfläche der Zellwand sitzenden Verdickungen haben hier häufig die Gestalt von Warzen, Zapfen oder Stacheln; häufig



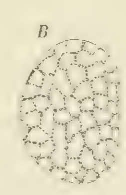


Fig. 33. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata, die nach außen vorspringenden netzförmigen Verdickungen der Zellmembran sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* größer. Nach Sachs.

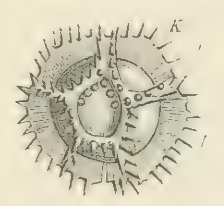


Fig. 34. Reifes Pollenkorn von Cichorium Intybus, der fast kugelige Körper der Zelle ist mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten besetzt, deren jede noch kammartig angeordnete Stacheln trägt. Nach Sachs.

kommen auch regelmäßig gestellte, z. B. oft netzförmig gruppirte Leisten oder Kämme vor, auch Stacheln und Leisten in mannigfaltiger Weise combinirt (Fig. 33 u. 34). Diese eigenthümlichen Bildungen stehen mit der besonderen Aufgabe, welche diesen Zellen zufällt, im Zusammenhange, indem es Mittel zur leichteren Verbreitung derselben sind. Auch die freiliegende Zellwand der Epidermiszellen und vieler Haare zeigt centrifugale Verdickungen, meist in Form vorragender Knötchen oder Wülste. Die Cuticula erscheint dadurch sehr häufig gestreift, und diese Streifen laufen unabhängig von der Form und Größe der Epidermiszelle gewöhnlich auch über die Radialwände dieser Zellen fort.

Die centripetalen Wandverdickungen sind noch weit mannigfaltiger. Selbstverständlich kann bei allen Zellen, welche unter einander im festen Gewebeverbande sich befinden, nur allein durch centripetales Wachsthum ein Dickerwerden der Membran erzielt werden. Es giebt nun Fälle, wo eine Verdickung der Zellhaut überhaupt niemals eintritt; so z. B. an solchen Zellen, welche für ihre eigene Festigkeit nicht zu sorgen brauchen, weil sie in harten oder zähen Umhüllungen

sich befinden, dagegen ihren Innenraum möglichst geräumig behalten müssen behufs Aufspeicherung wichtiger Stoffe, wie besonders die Endospermzellen in manchen Samen. Bei vielen dieser Zellen ist die Membran ein Häutchen von kaum messbarer Dicke, während der Innenraum der Zelle mit einer Menge von Reservestoffen ausgefüllt ist. In den meisten Fällen erfährt aber die Zellhaut eine gewisse Verdickung; und wenn auch dieselbe so schwach ist, dass die fertige Zelle noch immer ziemlich dünnwandig sich erweist, wie an den meisten Rinden- und Markzellen von Stengeln und Wurzeln, so ist die Haut doch deutlich dicker als an derselben Zelle im jungen Zustande. Es kommen nun alle Uebergänge in dem Grade der Wandverdickung vor, bis zu dem äußersten Extrem, wo in Folge fortgehenden centripetalen Dickenwachsthums der Innenraum der Zelle sich immer mehr verengt, bis zuletzt nur noch ein Punkt oder eine Spalte den ehemaligen Innenraum der Zelle andeutet. Solche bis aufs Aeußerste verdickte Zellmembranen finden sich besonders bei den Bastzellen, bei gewissen Zellen harter Samen- und Fruchtschalen etc. Sie sind es, welche als mechanisch wirkende Elemente den Pflanzentheilen die erforderliche Festigkeit ertheilen, wie wir in der Anatomie und Physiologie genauer kennen lernen werden.

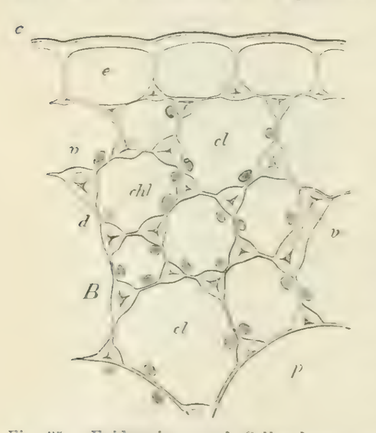


Fig. 35. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstieles einer Begonia. Die Collenchymzellen, sowie die Epidermiszellen an den Stellen, wo sie an das Collenchym anstoßen, sind an den Längskanten, wo je 3 Zellen zusammentreffen, verdickt; *p* Parenchymzelle. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

Sehr selten erfolgt die centripetale Wandverdickung an allen Punkten der Zelle gleichmäßig. Die Ungleichheiten, welche dieser Process zeigt, sind fast immer beherrscht durch die Lage, welche die betreffende Zelle in dem Pflanzentheile, und besonders zu ihren Nachbarzellen einnimmt. So können zunächst ganze Wände einer Zelle eine stärkere Verdickung erfahren als die übrigen Wände, so dass die Zelle excentrisch verdickt wird. Bei den meisten Epidermiszellen ist die nach außen gekehrte Wand allein oder am stärksten verdickt, bei den Zellen der Schutzscheiden ist dies auch manchmal die nach außen gelegene, häufig aber auch die entgegengesetzte, nach dem Innern des Pflanzentheiles gekehrte Wand. In den sogenannten Collenchymzellen, welche die äußere Rindenschicht vieler dicotyler Krautstengel und Blattstiele bilden, ist die Verdickung der Membran beschränkt auf die Kanten, in denen mehrere benachbarte Zellen zusammenstoßen, so dass die Zellen im Querschnitte dreieckige zwickelartige verdickte Stellen zeigen, wodurch die Zellen zwar auch eine gewisse Festigkeit bekommen, zugleich aber noch fähig bleiben, an den dünnen Wandstellen, mit denen sie sich berühren, stofflichen Austausch zu unterhalten (Fig. 35). Meist aber findet das ungleiche Dickenwachsthum

der Zellhaut darin seinen Ausdruck, dass auf jeder Zellwand an nahe bei einander liegenden Punkten in verschiedenartigen Figurationen verdickte und minder verdickte Stellen mit einander wechseln, wodurch die innere Oberfläche der Zellhaut bestimmte Zeichnungen erhält. Eine Anzahl solcher Verdickungsformen lässt sich generell als leisten- oder faserförmige Verdickungen charakterisiren. Solche sind allgemein in den Tracheen der Fibrovasalstränge der Gefäßpflanzen zu finden. Die auf der Innenseite vorspringenden Leisten bilden entweder Ringe oder Schraubenbänder (in den deshalb so genannten Ring- und Spiralgefäßen Fig. 36 u. 37), oder netzartige Figuren, was ebenfalls in gewissen Gefäßen vieler Pflanzen, aber auch in den verschiedenartigsten parenchymatischen Zellen zu finden ist. Bilden die netzförmigen Leisten vorwiegend querstehende parallele Streifen, so dass ebenso gestellte schmale unverdickte Streifen zwischen ihnen liegen, so nennt man die Verdickung leiter- oder treppenförmig (Fig. 38, S. 73). Wenn aneinander grenzende Zellen solche netzförmig verdickte Membranen besitzen, so correspondiren in der Regel die Netzfasern, sowie die zwischen diesen gelegenen unverdickten Hautstellen an der gemeinsamen Wand der beiden Nachbarzellen genau miteinander. Eine wesentlich davon verschiedene Bildung sind die Zellstoffbalken, welche in den Zellen der Algengattung Caulerpa sich finden: von der Zellwand ausgehende, frei durch das Innere dieser riesenhaften Zellen gehende, zu einem reich verzweigten System zusammenhängende Balken, welche diesen Zellen die nöthige Festigkeit verleihen. Die größte locale Beschränkung zeigt die Verdickung der Zellhaut dann, wenn nur zapfen- oder zackenartige Partien zerstreut auf der Innenfläche sitzen, wie es in den Wurzelhaaren von Marchantia (Fig. 39, S. 74) und verwandten Lebermoosen, auch in den Markstrahlzellen der Kiefer vorkommt.

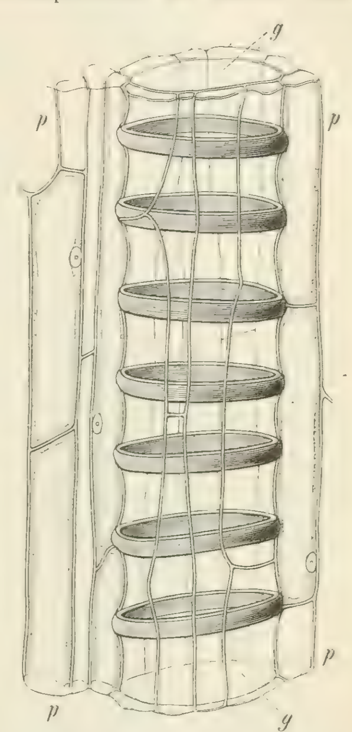


Fig. 36. Stück eines Ringgefäßes aus dem Stengel von Cucurbita pepo; *gg* der Hohlraum des Gefäßes, dessen Wand durch ringförmige Verdickungsleisten innen ausgesteift ist. Das Gefäß ist rings umkleidet von engen langgestreckten Parenchymzellen *pp*, welche einen dünnen wandständigen Protoplasmasack mit Zellkern und einen großen Saftraum besitzen, daher als osmotisch wirksame Zellen Wasser durch die dünne Gefäßwand aufzunehmen und auch wieder in das Innere des Gefäßes zu pressen vermögen.

Das Umgekehrte der letzterwähnten Verdickungsform ist dasjenige Bild, welches die Zellhaut annimmt, wenn sie im ganzen sich stark verdickt, und wenn nur punkt- oder spaltenförmige Stellen an der Verdickung nicht theilnehmen. Es entsteht dadurch die so ungemein weit verbreitete

Verdickungsweise, welche man als Tüpfelung bezeichnet, weil die unverdickt bleibenden kleinen Flächenstücke der Membran als Tüpfel erscheinen. Auch hier gilt wieder die allgemeine Regel, dass, wenn zu-

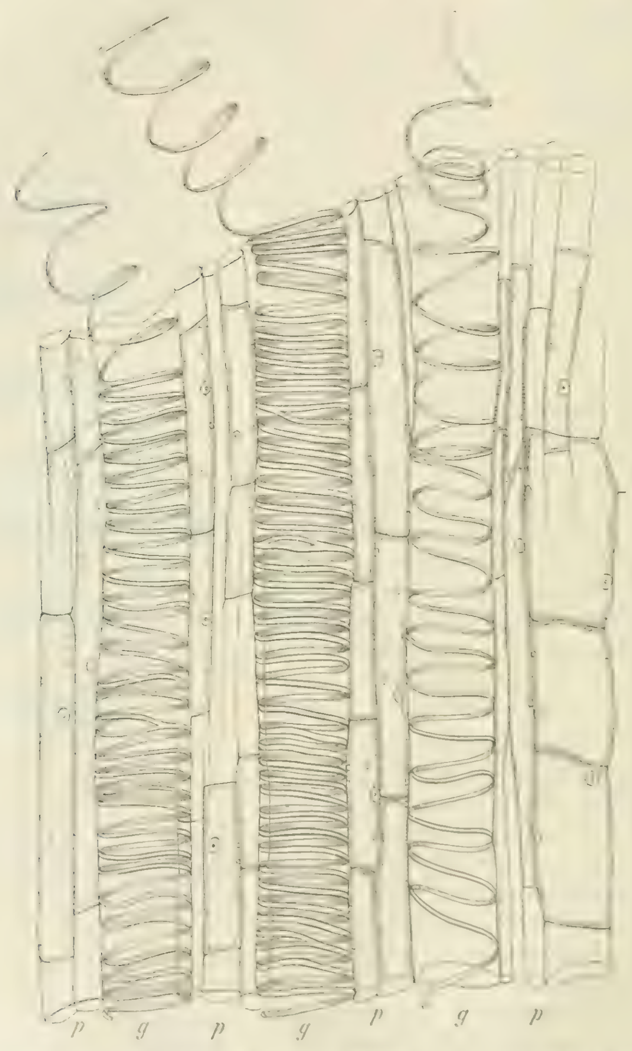


Fig. 37. Spiralgefäße aus dem Stengel von Helianthus annuus. Die drei Gefäße *g g g*, auf ihrer Innenwand durch abrollbare Spiralleisten verdickt, sind unmittelbar umkleidet von dünnwandigen Parenchymzellen *p p p p*, welche einen großen Saftraum und einen wandständigen Protoplasmasack mit Zellkern enthalten und daher als diosmotisch wirksame Zellen Saft in die benachbarten Gefäßräume pressen können.

sammenhängende Zellen in dieser Form verdickte Membranen besitzen, die Tüpfel der benachbarten Zellen genau mit einander correspondiren; es bilden sich also zwischen den einzelnen Zellen Kanäle, welche nur

in ihrer Mitte durch eine dünne Membran, die **Schließhaut** des Tüpfels unterbrochen sind (Fig. 40, S. 74). Durch diese Einrichtung wird selbst bei starker Verdickung der Zellhäute die Möglichkeit der stofflichen Communication zwischen den einzelnen Zellen erhalten, indem die dünne Schließhaut nicht nur den diosmotischen Stofftransport von Zelle zu Zelle erleichtert, sondern an diesen Stellen hauptsächlich der Zusammenhang der Protoplasmakörper der einzelnen Zellen mittelst feiner die Schließhaut durchsetzender Protoplasmafäden besteht, wie wir oben in § 4 kennen gelernt haben. Als **einfache Tüpfel** bezeichnet man alle diejenigen, bei denen der Tüpfelkanal in allen seinen Theilen gleiche Größe und Querschnittsform besitzt. Je nach der letzteren können wir rundliche und spaltenförmige Tüpfel unterscheiden. Die ersteren sind an Parenchymzellen der Rinde und des Markes der Stengel etc., sowie an den Holzparenchym- und Markstrahlzellen sehr häufig, die spaltenförmigen kommen besonders an den langgestreckten Collenchymzellen, Bastzellen und den Libriformzellen des Holzes vor. Die spaltenförmigen Tüpfel stehen meist in allen Zellen in einer linksschiefen Spirale; die Folge davon ist, dass die correspondirenden Tüpfel der benachbarten Zellen sich kreuzen (Fig. 41, S. 74). Die Tüpfel sind oft gleichmäßig über die Zellwände vertheilt; bisweilen aber sind sie auch eigenthümlich gruppirt, indem nur auf einer abgegrenzten meist rundlichen Stelle der Membran eine Anzahl Tüpfel dicht gedrängt steht, oft nur durch dickere Leisten von

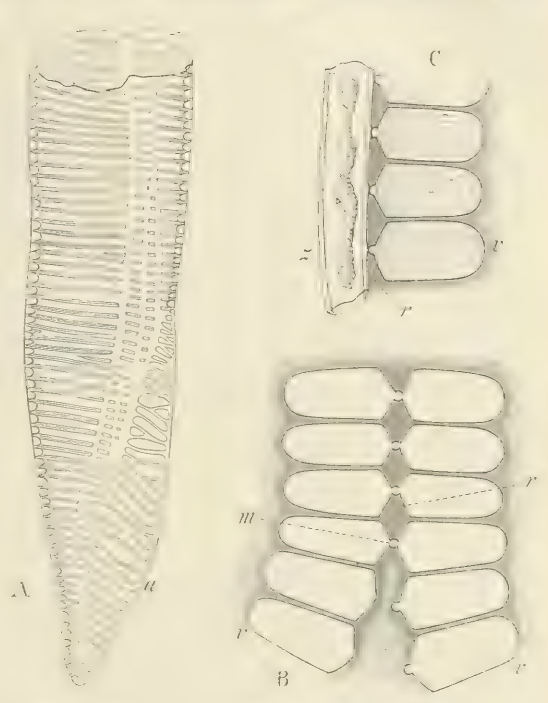


Fig. 38. *A* Stück eines leiterförmig verdickten Gefäßes von Pteris aquilina, mit schmalen spaltenförmigen Tüpfeln, zwischen denen die verdickten Theile der Membran wie Leitersprossen erscheinen. Die der Länge nach gehenden verdickten Stellen sind die Kanten, wo das Gefäß mit den Kanten der Nachbarzellen zusammentraf. Bei *a* eine Stelle, wo ein Nachbargefäß angrenzte und weite durchbrochene Tüpfel die beiden Gefäßzellen verbinden. *B* Senkrechter Durchschnitt der Wand des leiterförmig verdickten Gefäßes und der ebenso verdickten Nachbarzelle, stark vergrößert: *v v* die leitersprossenförmig verdickten Stellen, *m* die primäre Membran, welcher die verdickten Stellen aufgesetzt sind. Die Tüpfel sind als Hoftüpfel ausgebildet, deren Hofraum *r* keine Schließhaut mehr zeigt und durch die schmalen Tüpfelkanäle mit dem Innenraum beider Nachbarzellen communicirt. Dagegen bei *C*, wo das Gefäß an eine saftführende Parenchymzelle *z* angrenzt, deren contrahirtes Protoplasma zu sehen ist, sind die Hofräume *r* durch die Membran der Nachbarzelle begrenzt.

einander getrennt und darum von mehr oder weniger polygonaler Gestalt, was man als Gittertüpfel bezeichnet, die an verschiedenen Parenchymzellen zu finden sind. Die Siebplatten der Siebröhren, von denen in der Anatomie die Rede ist, schließen sich diesen Bildungen an. Selbstverständlich

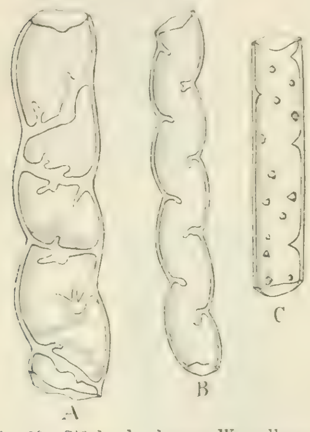


Fig. 39. Stücke der langen Wurzelhaare von Marchantia polymorpha (einem Lebermoos) mit nach innen vorspringenden Verdickungen, welche häufig auf einer schraubenlinig verlaufenden Einschnürung der Zellhaut sitzen und bald mehr die Form zackiger Querbänder (*A*) bald mehr diejenige isolirter Zähne oder Zapfen haben (*B* und *C*).

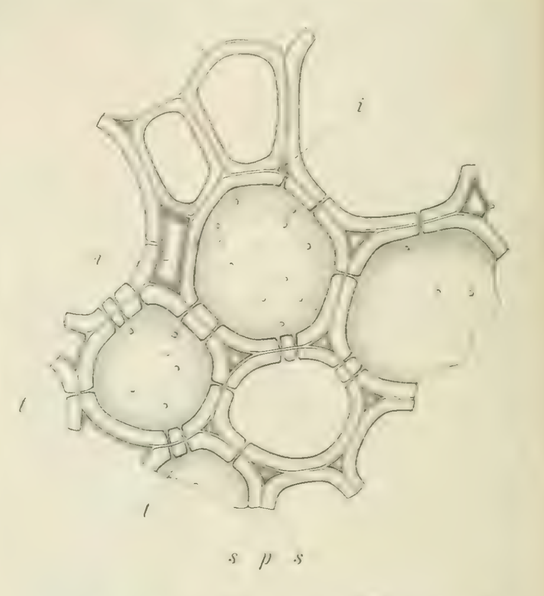


Fig. 40. Getüpfelte Zellen aus dem Mark eines einjährigen Zweiges von Quercus pedunculata. Bei drei Zellen sieht man die hintere Zellwand, welche mit kleinen runden Tüpfeln bedeckt ist. An den durchschnittenen Zellwänden, welche eine Mittellamelle *p* und eine secundäre Lamelle *s s* erkennen lassen, sieht man die Tüpfel *t*, *t* als kurze aus dem Lumen der Zelle durch die secundäre Lamelle gehende, aber durch die Mittellamelle geschlossene Kanälchen, welche an den Nachbarzellen stets mit einander correspondiren. Aber auch nach Intercellulargängen bei *i i* sind Tüpfel gerichtet.

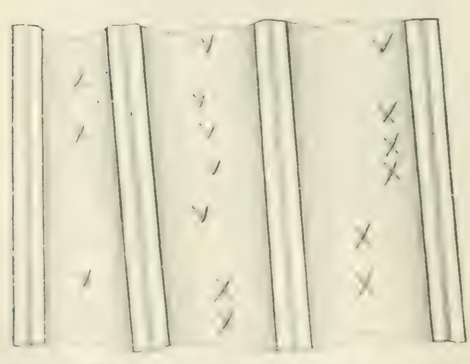


Fig. 41. Stücke von drei Libriformzellen aus dem Holze von Betula alba im Längsschnitte; die in der Fläche sichtbaren Zellwände zeigen spaltenförmige [illegible] kreuzende Tüpfel, weil letztere in den Nachbarzellen correspondiren, aber in beiden Zellen immer in gleichem Sinne schief stehen.

können an wenig verdickten Zellhäuten Tüpfel nur schwach hervortreten, sie werden hier oft erst durch die verschiedenen Farbentöne, in welchen Chlorzinkjod die ungleich verdickten Membranstellen färbt, erkennbar. Je dicker eine Membran aber wird, desto mehr nimmt der Tüpfel die Form eines Kanales an. Die Längsachse der Tüpfelkanäle hat im Allgemeinen einen radiären Verlauf, weil der Tüpfelkanal immer im Lumen der Zelle endigt, und sie steht daher

meist senkrecht auf dem Verlauf der Schichten der verdickten Zellhaut (Fig. 40 und 41). Hat eine Zelle eine so stark verdickte Membran, dass ihr Lumen sehr verengt ist, so müssen sich offenbar die Tüpfelkanäle einander immer mehr nähern; ja sie können zu zwei oder mehreren in der Richtung nach innen zu einem einzigen Kanale sich vereinigen; so entstehen die verzweigten Tüpfelkanäle (Fig. 41, S. 77). Eine sehr eigenthümliche Zellhautverdickung unter Bildung von Kanälen hat MILLARDET an den subepidermalen Zellen der Samenschale von Bertholletia excelsa aufgefunden. Hier ist die Membran so stark verdickt, dass von einem Lumen nichts mehr zu sehen, aber ein System von reich verzweigten Kanälen vorhanden ist, von denen wieder engere Kanälchen sich abzweigen, welche häufig spiralig um die ersteren herumlaufen. — Unter **behöften Tüpfeln** versteht man eine an den Tracheen und Tracheïden des Holzes weit verbreitete Form der Tüpfelung, die man am schönsten ausgebildet findet auf den radialen Wänden der Tracheïden des Coniferenholzes (Fig. 42). Bei diesen Tüpfeln findet nach dem Inneren der Zelle zu stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelkanales statt. Da nun die Tüpfel der benachbarten Zellen genau correspondiren, so muss hier ein linsenförmiger Raum entstehen, welcher nach beiden Seiten hin durch einen engen Kanal mit dem Lumen der beiden Zellen in Verbindung steht (vergl. Fig. 43, S. 76). In der Flächenansicht der Zellhaut erscheint daher jener linsenförmige Raum wie ein runder Hof um den Tüpfel; er wird der Tüpfelhof genannt. Derselbe ist durch die Schließhaut des Tüpfels in zwei Hälften getrennt. Die Existenz dieser Schließhaut an den vollständig ausgebildeten Zellen wurde früher vielfach geleugnet, so dass man eine offene Communication der Zellen durch die behöften Tüpfel annahm. Man hatte sie jedoch übersehen, weil sie der Beobachtung sich leicht entzieht; es haben SANJO und RUSSOW festgestellt, dass sie stets erhalten bleibt.

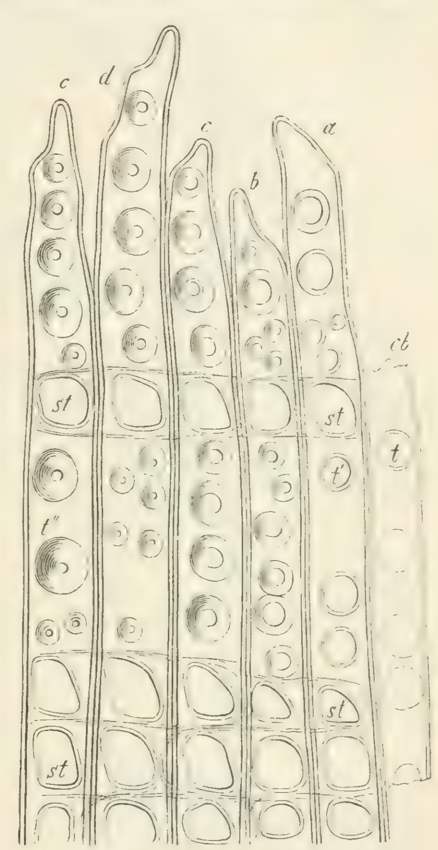


Fig. 42. Radialer Längsschnitt durch das Holz von Pinus sylvestris; *cb* cambiale Holzzelle; *a*—*e* ältere Holzzellen; *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* große Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

und zwar ist sie im frischen Splintholz in der Mitte des Tüpfelhofes ausgespannt, während sie im Kernholz nach einer Seite hin der Hofwandung anliegt (vergl. Fig. 43). Durch Tinction der Schnitte mit Anilinfarben (Gentianaviolett) ist sie gut sichtbar zu machen. Sie zeigt auf ihrer

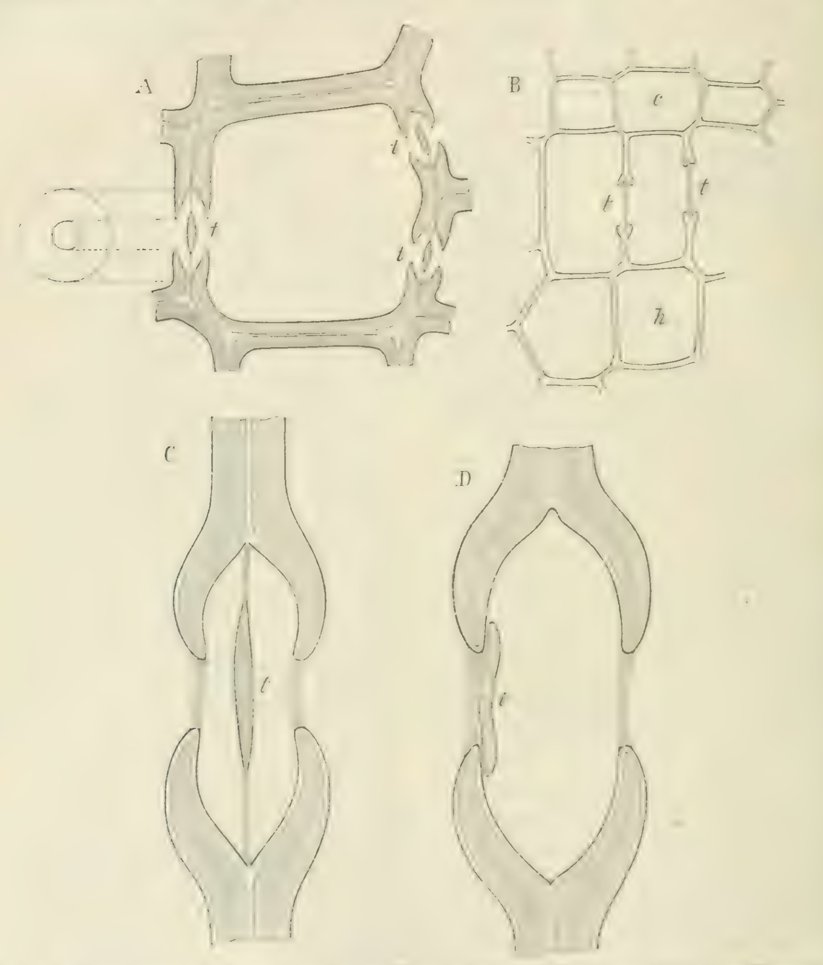


Fig. 43. Bau und Entwickelung der Hoftüpfel von *Pinus sylvestris*. *A* Querschnitt durch eine Tracheide, an welchem an den radialen Wänden drei Tüpfel *t t t* zu sehen sind. In dem Hofraum sind die Schließhäute mit der verdickten Mittelpartie, dem Torus, erkennbar. Die links daneben gezeichneten Kreise erläutern das Aussehen des Hoftüpfels in der Flächenansicht. *B* Querschnitt durch das Cambium *c* und durch die jüngsten Holzzellen *h*, wo die Tüpfelbildung bei *t t* beginnt. *C* und *D* stark vergrößerte Durchschnittsansichten durch Hoftüpfel, median durch den Hofraum gehend, *t* der Torus; *C* aus Herbstholz, *D* aus lufttrockenem Sommerholz, wo der Torus dem einen Tüpfel anliegt. Nach Benutzung Russow'scher Figuren.

Mitte, welche beim seitlichen Anlegen an die Hofwand auf den Tüpfelkanal zu liegen kommt, eine Verdickung, welche Russow als Torus bezeichnet. Die Bildung gehöfter Tüpfel kommt dadurch zu Stande, dass, wenn die Hautverdickung beginnt (Fig. 43 *B*), verhältnissmäßig große

Stellen mit Ausnahme des schon früh sich bildenden Torus dünn bleiben: dies sind die den späteren Hofraum durchsetzenden Schließhäute; mit zunehmender Verdickung gewinnt nun die nach innen vorspringende Verdickungsmasse mehr Fläche und erhebt sich als ein ringförmiger Wulst, der sich über dem dünnen Theile der Wand mehr und mehr zusammenwölbt und die Hofwand bildet. Als einseitige Hoftüpfel bezeichnet man eine Combination einfacher und behöfter Tüpfel, wie sie sich an denjenigen Wänden von Tracheen und Tracheïden findet, welche an parenchymatische Zellen, wie Markstrahl- und Holzparenchymzellen angrenzen; hier ist der Tüpfel nur an der den trachealen Elementen angehörigen Seite behöft, an der den Parenchymzellen zugekehrten einfach.

Aus Tüpfeln werden in manchen Fällen offene Poren, indem die dünne Schließhaut des dann meist sehr großen Tüpfels zuletzt ganz aufgelöst wird. Dies kommt aber nur dann vor, wenn die Zelle überhaupt ihr Protoplasma verliert und nur noch als todtes Gebilde in der Pflanze einen Dienst leistet, wie es an den großen, nur Luft oder Wasser enthaltenden nach außen porösen Zellen der Sphagnumblätter, sowie an den zu Gefäßröhren sich vereinigenden Zellen im Holze der höheren Gewächse, welche wir in der Anatomie näher kennen lernen, zu finden ist. Offene, wenn auch äußerst feine und optisch oft kaum wahrnehmbare Perforationen müssen wir allerdings auch in den Schließhäuten gewöhnlicher Tüpfel und namentlich an den Siebplatten der Siebröhren annehmen, insofern durch dieselben der oben erwähnte directe Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen vermittelt wird.

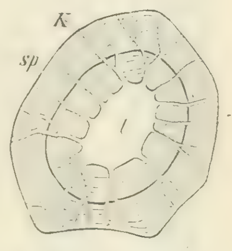


Fig. 44. Querschnitt einer Zelle des Knollens von Dahlia variabilis: *l* die Zellhöhlung, *k* Tüpfelkanäle, welche die concentrischen Schichten durchsetzen; *sp* ein Sprung, durch den ein inneres Schichtensystem sich abgesondert hat. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

In den Zellhäuten sehr vieler Zellen, besonders in solchen, welche eine größere Dicke und Flächenausdehnung erreicht haben, macht sich eine feinere innere Structur bemerklich, die man als Schichtung und Streifung bezeichnet. Beide sind der Ausdruck einer verschiedenen regelmäßig wechselnden Vertheilung von Wasser in der Zellhaut; an jedem Punkte findet sich Wasser mit Zellstoff vereinigt, aber in verschiedenem quantitativem Verhältniss; es wechseln wasserreichere und wasserärmere, dichtere und minder dichte Stellen, jene sind stärker, diese minder stark lichtbrechend. So lässt sich an dicken Zellhäuten ein System concentrischer Schichten wahrnehmen, welches sowohl im Querschnitte, wie im Längsschnitte der Zelle sichtbar ist (Fig. 44). Die äußerste und die innerste Schicht ist immer eine dichte, dazwischen wechseln wasserreiche und wasserarme Schichten. Die Streifung, die meist weniger deutlich als die Schichtung zu erkennen ist, wird in der Flächenansicht der Zellhaut sichtbar (Fig. 45, S. 78). Sie beruht auf dem Vorhandensein von

abwechselnden dichteren und weicheren Streifen innerhalb einer und derselben Zellhautschicht und macht sich bemerklich in Form zweier Liniensysteme: das eine System, aus unter sich parallelen Streifen bestehend, wird immer von dem andern Systeme, welches ebenfalls aus parallelen Streifen besteht, unter einem bestimmten Winkel geschnitten. Bei manchen Algenzellen (z. B. Cladophora, Chaetomorpha etc.) ist das eine System der Längsachse der Zelle parallel, das andere dazu transversal gerichtet. Bei den Bastzellen dagegen schneiden die beiden sich kreuzenden Systeme in der Regel die Längsachse der Zelle unter schiefem Winkel, haben also einen spiraligen Verlauf. Wo lang gezogene spaltenförmige Tüpfel schraubenlinig auf der Zellhaut angeordnet sind, da findet man gewöhnlich ein Streifensystem in entsprechender Richtung. Nägeli nahm an, dass die als Streifung erscheinende Structur nicht bloß der Oberfläche oder einer Schicht der Zellhaut angehört, sondern dass sie vielmehr die ganze Dicke der Haut durchsetzt. Die Streifen stellte er sich also als Lamellen vor, welche die Oberfläche schneiden und sich durch alle concentrischen Schichten hindurch fortsetzen. Nach Nägeli sind daher im Ganzen dreierlei Schichtungen an einer Haut vorhanden, eine concentrische und zwei senkrecht oder schief zur Oberfläche, die sich gegenseitig durchsetzen, wie die Blätterdurchgänge eines nach zwei Richtungen spaltbaren Krystalles; und wie diese Spaltbarkeit nach verschiedenen Richtungen ungleich, so ist auch bald die Schichtung bald eines der Streifensysteme deutlicher ausgebildet. Nun haben aber die neueren Untersuchungen von Dippel, Strasburger, Zimmermann u. A. ergeben, dass wirkliche Kreuzungen der Streifensysteme innerhalb einer und derselben Schicht niemals vorkommen, sondern dass die in verschiedenen Richtungen verlaufenden Streifensysteme stets auch verschiedenen Membranschichten angehören; z. B. in den Bastzellen von Vinca das in linksschiefer Spirale laufende den äußeren, das rechtsschiefe den inneren Schichten. Dass Schichtung und Streifung auf der ungleichen Vertheilung von Wasser in der Zellhaut beruhen, wird dadurch bewiesen, dass diese Structur durch vollständige Wasserentziehung ebenso wie durch starke Quellung, d. h. Wassereinlagerung, verschwindet, weil im ersten Falle die wasserreichen Schichten den wasserarmen gleich, im zweiten Falle die wasserarmen den anderen ähnlich werden. Daher

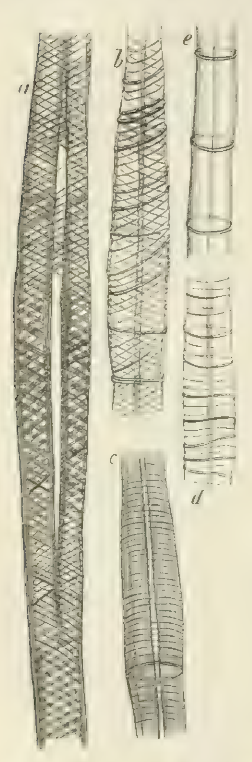


Fig. 15. Zellen aus dem Blatte von Hoja carnosa, die Streifung zeigend; *a* optischer Längsdurchschnitt der gekreuzten Ringstreifung; *b* Außenansicht der Seite, wo sich die Ringstreifen kreuzen; *c* und *d* Außenansicht der Seite, wo sie sich nicht kreuzen; *e* ein Stück Zellhaut, wo nur einzelne Ringstreifen deutlich sind. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

kann man auch durch Mittel, welche eine mäßige Quellung veranlassen, wodurch besonders die minder dichten Schichten zu größerer Wassereinlagerung veranlasst werden, wie durch verdünnte Alkalien oder Säuren, diese Structuren oft deutlicher wahrnehmbar machen. Ob die Streifung indessen immer ihren Grund in ungleicher Quellungsfähigkeit hat, ist nach DIPPEL's Untersuchungen zweifelhaft, welcher die Streifung in den Zellen des Coniferenholzes auf eine feine spiralige Verdickung der Zellhaut zurückführt. — Zu einer besonderen Ansicht über die feinere Structur der Zellmembran gelangte WIESNER auf Grund der Beobachtung, dass die Substanz der Zellmembranen bei Behandlung mit verschiedenen Reagentien in sehr kleine rundliche Körperchen zerfällt, welche mit Micrococcen die größte Aehnlichkeit haben sollen und von ihm als Dermatosomen bezeichnet werden. Die Annahme WIESNER's, dass alle Zellmembranen aus diesen Dermatosomen aufgebaut, und dass die letzteren überdies durch feine Protoplasmafäden unter sich zusammengehalten seien, die Zellmembranen also selbst Protoplasma enthalten sollen, ist jedoch durch nichts bewiesen; der Einwurf, dass die vermeintlichen Dermatosomen vielleicht nichts anderes als die den angewandten Reagentien am längsten Widerstand leistenden dichtesten Partien der Membran sind, ist bis jetzt nicht widerlegt.

Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schalen. Die dünnen noch in raschem Wachsthum begriffenen Membranen aller jungen Zellen sind in ihrer ganzen Dicke aus reinem Zellstoff (Cellulose) gebildet. Mit dieser chemischen Beschaffenheit ist auch eine ganze Reihe wichtiger physikalischer Eigenschaften verknüpft: eine solche Zellhaut ist von Wasser leicht durchdringbar (imbibitionsfähig), wenig quellbar, sehr elastisch und farblos. Eine aus reiner Cellulose bestehende Zellhaut wird an folgenden mikrochemischen Reactionen erkannt. Concentrirte Schwefelsäure, ebenso Chromsäure bewirken rasche Quellung und alsbald vollständige Auflösung; das Gleiche geschieht in Kupferoxydammoniak; Jod und verdünnte Schwefelsäure oder Chlorzinkjodlösung (bei manchen Zellen auch Jodlösungen allein, z. B. bei den Sporenschläuchen der Flechten) bringen eine intensiv blaue oder violette Färbung hervor.

Auch im ausgebildeten Zustande behalten die Membranen vieler Zellen diese chemischen und physikalischen Eigenschaften bei, selbst solche, die sich merklich verdickt haben; die meisten saftreichen Parenchymzellen der Wurzeln, Stengel, Blätter, Früchte, sowie der Reservestoffbehälter der Samen, desgleichen die Zellen vieler Algen verhalten sich in dieser Weise. Die Cellulose der meisten Pilz- und Flechtenhyphen weicht nur darin ab, dass sie mit Jodlösungen sich gelb färbt und in Kupferoxydammoniak unlöslich, sowie gegen Säuren resistenter ist. Man bezeichnet diese Modification als Pilzcellulose, ohne jedoch Näheres über die Ursache ihres abweichenden Verhaltens zu kennen. Jedoch hat K. RICHTER nachgewiesen, dass auch diese Zellhäute die Reaction auf reine Cellulose zeigen, wenn sie wochenlang mit Kalilauge behandelt

worden sind. Außer Cellulose enthalten allerdings auch alle diese Zellmembranen wenigstens eine kleine Menge Aschenbestandtheile. Dass indessen auch Eiweiß in jeder lebenden Zellwand vorhanden sein soll, wie WIESNER und KRASSER annehmen, ist keineswegs festgestellt: denn es nehmen zwar manche Zellhäute mit dem MILLON'schen Reagens eine rothe Färbung an und zeigen mit Alloxan Eiweißreaction, allein diese Reagentien geben auch an einer Anzahl anderer Körper die gleichen Färbungen, und vor allem treten diese Reactionen an den jungen Zellmembranen noch nicht hervor, zeigen also augenscheinlich spätere Einlagerungen an. Die von WIESNER aufgestellte These, dass die Zellwand Protoplasma enthalte und als solche lebe, ist daher nicht bewiesen.

Bei vielen Zellen treten aber im Laufe ihrer weiteren Entwickelung chemische Veränderungen und damit auch oft neue physikalische Eigenschaften der Zellhaut auf, die in einer sehr nahen zweckmäßigen Beziehung stehen zu der besonderen Function, welche die betreffenden Zellen im Dienste des Pflanzenlebens zu leisten haben. Solches kommt hauptsächlich an verdickten Zellhäuten vor und zwar gewöhnlich in der Form, dass die verdickte Haut in zwei oder mehr concentrische Schalen eingetheilt ist, die unter einander chemisch und physikalisch verschieden sind. Diese Schalen sind nicht mit den oben beschriebenen Schichten zu verwechseln, welche nur durch ungleichen Wassergehalt bedingt sind; denn jede Schale kann zahlreiche solcher Schichten enthalten. Diese chemischen Differenzirungen sind mannigfaltiger Art, wir können sie auf folgende Categorien zurückführen:

1. Verkorkung oder Cuticularisirung. Diese findet sich hauptsächlich an Zellhäuten oder Zellhautschalen, welche einen Pflanzentheil oder eine einzelne Zelle nach außen hin zu bedecken und einzuhüllen haben. Die Verkorkung einer Membran ist an folgenden Reactionen zu erkennen. Concentrirte Chromsäure löst die verkorkte Membran entweder gar nicht oder erst nach tagelanger Einwirkung. Ebenso sind Korkhäute unlöslich in concentrirter Schwefelsäure und in Kupferoxydammoniak. Weder Jod und Schwefelsäure, noch Chlorzinkjod färben solche Zellhäute blau, vielmehr gelb bis braun. Concentrirte Kalilauge färbt verkorkte Membranen gelb und bewirkt bei Erwärmung die Bildung gelblicher Tropfen, welche sogar aus der Membran heraustreten können. Im SCHULZE'schen Macerationsgemisch (Salpetersäure und chlorsaures Kali) bleiben Korkhäute lange unverändert, bei andauerndem Kochen damit fließen sie zu ölartigen Tropfen zusammen, die in heißem Alkohol, Aether, Benzol, Chloroform, sowie in verdünnter Kalilauge leicht löslich sind und aus Cerinsäure bestehen. VON HÖHNEL hält daher die Korksubstanz oder das Suberin für einen fettartigen Körper, was auch chemisch bestätigt worden ist, wie wir in der Physiologie bei den Pflanzenstoffen sehen werden. Uebrigens ist in den verkorkten Zellhäuten wohl immer von der ursprünglichen Cellulose noch ein Theil vorhanden, denn sie zeigen, nachdem man durch Behandlung mit Kalilauge das Suberin entfernt hat, mit Chlorzinkjod die Cellulosereaction. In physikalischer

Beziehung erweisen sich verkorkte Zellhäute dehnbar, sehr elastisch, aber von Wasser nicht oder schwer durchdringbar, was wohl mit der fettartigen Natur des Suberins zusammenhängen mag. Diese letztere Eigenschaft lässt sich durch Experimente beweisen; wir werden dieselben in der Physiologie kennen lernen und dabei auch verstehen, wie diese Eigenschaft in Beziehung zu dem Zwecke steht, welchen diese die Pflanzentheile überziehenden verkorkten Gewebe zu erfüllen haben und welcher vorzüglich in einer Beschränkung des durch die Transpiration bedingten Wasserverlustes der Pflanzentheile besteht.

Verkorkt oder cuticularisirt ist zunächst an allen frei liegenden, eines Schutzes bedürftigen Zellen, wie es die Pollenkörner der Phanerogamen und die Sporen der Kryptogamen sind, eine äußere, mehr oder weniger dicke Schale der Zellhaut. Diese bezeichnet man als Exine bei den Pollenkörnern, als Exosporium bei den Sporen, zur Unterscheidung von der Intine, beziehendlich dem Endosporium, worunter die innere, aus reiner Cellulose bestehende Schale dieser Zellen verstanden wird. Nach den neueren Untersuchungen von Strasburger und Leitgeb, sowie von de Bary bezüglich der Pilzsporen, ist noch eine dritte äußere Schale, die Perine, beziehendlich das Episporium, anzunehmen, welche ebenfalls cuticularisirt ist und wahrscheinlich aus dem außerhalb der Exine befindlichen Protoplasma der Mutterzelle, bei einigen Lebermoosen sogar aus der innersten Membranschicht der Sporenmutterzelle entsteht, und welche hauptsächlich die oben erwähnten centrifugalen Verdickungen bildet. Bei der Keimung der Pollenkörner und Sporen wird der Pollenschlauch, beziehendlich Keimschlauch von der allein wachsthumsfähigen inneren Celluloseschale gebildet, während die cuticularisirten Außenschalen durchbrochen oder abgestreift werden. Ein gutes Beispiel, um sich diese Schalenbildung klar zu machen, ist z. B. der Pollen von Thunbergia alata (Fig. 46); hier lässt sich die cuticularisirte Schale von der nicht cuticularisirten noch wachsthumsfähigen Intine wirklich trennen, wobei sie durch vorgebildete Spalten meist in ein oder zwei Schraubenbänder zerreißt. Man kann dies

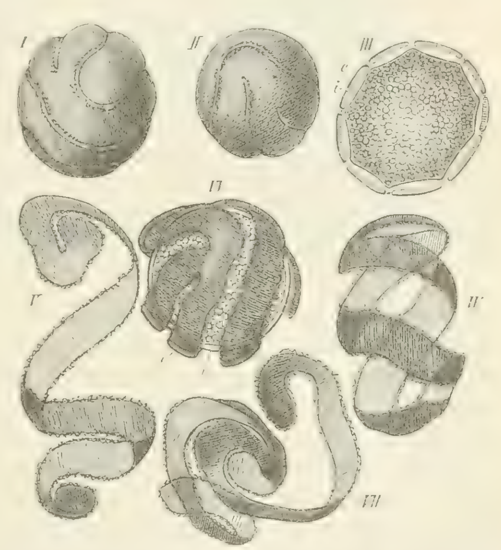


Fig. 46. Pollen von Thunbergia alata. *I* und *II* in concentrirter Schwefelsäure; *IV*, *V* und *VII* ebenso nach Auflösung der Intine; die Exine meist bandförmig abfallend. *III* in Chlorzinkjodlösung, optischer Durchschnitt; *VI* in starker Kalilauge, *e* Exine, *i* Intine. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

auch künstlich herbeiführen, wenn man diese Pollenkörner in concentrirte Schwefelsäure oder Kalilauge legt, wobei die Exine sich schön roth färbt, während die Intine farblos bleibend sich auflöst beziehendlich ein wenig aufquillt. In derselben Weise kommen z. B. auch die spiraligen sogen. Elateren der Sporen von Equisetum zu Stande (vergl. II. Band, Equiseten).

Zweitens ist Cuticularisirung allgemein verbreitet an den Epidermiszellen aller höheren Pflanzen bis herab zu den Moosen. Hier ist nicht die ganze die Zelle umgebende Membran, sondern die äußerste Schale der Außenwandung, die also an der freien Oberfläche der betreffenden Pflanzentheile liegt, verkorkt. Es entsteht so eine, von den Spaltöffnungen abgesehen, lückenlose Haut, die sogenannte Cuticula (Fig. 47), welche den ganzen Pflanzenkörper überzieht, denn sie ist schon an den oberflächlichen Zellen des Vegetationsscheitels des Stengels nachweisbar. Hier

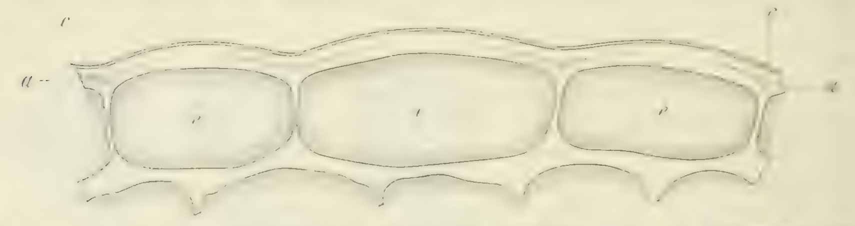


Fig. 47. Einige Epidermiszellen des jungen Stengels von Helianthus annuus, im Querschnitte; *a* die äußere Wand der Epidermiszellen, an deren Außenseite die Cuticula *c c* als sehr dünnes aber continuirlich zusammenhängendes Häutchen sichtbar ist; *e* das Lumen der Zellen, aus welchem durch den Querschnitt der Inhalt verloren gegangen ist.

ist sie freilich nur erst eine äußerst dünne Lamelle, die sich aber durch ihre Gelbfärbung mit Chlorzinkjod, sowie durch ihre Unlöslichkeit in Schwefelsäure constatiren lässt. An den älter werdenden Pflanzentheilen verdickt sie sich mehr und mehr und erreicht oft eine ansehnliche Stärke. Der übrige Theil der Epidermiszellwandungen besteht dagegen aus reiner Cellulose. Oft aber findet man zwischen der Cuticula und der inneren Celluloseschale eine ebenfalls, jedoch schwächer als die Cuticula verkorkte Lage, welche manchmal ziemliche Dicke erreicht, oft auch zwischen die Seitenwände der Epidermiszellen eindringt und als Cuticularschicht bezeichnet wird (Fig. 48, S. 83). Diese Orientirung der verkorkten Schalen ausnahmslos gegen die freie Außenseite der Epidermis hin lässt unschwer auch hier wieder eine wichtige functionelle Bedeutung vermuthen. Die Physiologie wird uns auch in der That experimentell belehren, dass die Cuticula ein Schutzmittel gegen zu starke Wasserverdunstung der Pflanze ist.

Drittens ist die Verkorkung charakteristisch für die eigentlichen Korkzellen, also für die Zellen desjenigen Gewebes, welches unter dem gewöhnlichen Namen Kork an älteren Stamm- und Wurzeltheilen, wo keine Epidermis mehr vorhanden ist, die letztere functionell ersetzt, indem es die Oberfläche dieser Pflanzentheile überzieht. Bei den Korkzellen, die meist in mehreren Lagen übereinander liegen, reagirt die ganze Zellhaut, d. h. an allen die Zelle umgebenden Wänden, auf Suberin, jedoch meist

wieder mit Ausnahme einer innersten sehr dünnen Schale, welche meist wie reiner Zellstoff reagirt. Nach von Höhnel's Untersuchungen sollen sogar drei verschiedene Lamellen in den Korkzellhäuten zu unterscheiden sein, nämlich außer der Suberinlamelle und der Celluloselamelle noch eine Mittellamelle. Die letztere ist die je zwei benachbarten Zellen gemeinsame Platte, die man auf genügend dünnen Durchschnitten durch Korkzellen wahrnimmt, und welche meist verholzt (s. unten) sein soll. Die innere Celluloselamelle soll nach von Höhnel manchmal fehlen, nicht selten aber auch verholzt sein.

Endlich sind auch einige Fälle bekannt, wo im Innern von Pflanzentheilen liegende Zellen verkorkte Membranen besitzen. Vorzugsweise ge-

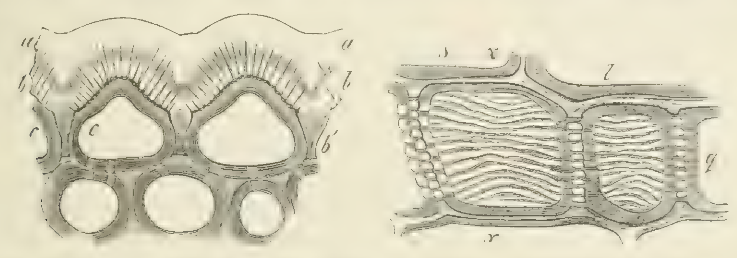


Fig. 48. Epidermis des Blattmittelnerven von Ilex aquifolium; *A* Querschnitt in Chlorzinkjodlösung, wobei die innere Schale *c* sich dunkelblau färbt. Die äußere Schale besteht aus einer äußeren Lage *a*, welche continuirlich über die Zellen hinläuft, die sogen. echte Cuticula, und aus einer inneren Lage *b*, welche sich gelb färbt und zwischen die Zellen seitlich eindringt (*b'*), außerdem noch eine radiale Streifung zeigt (Cuticularschicht). *B* Flächenansicht von außen, wo die radiale Streifung des Querschnittsbildes als Streifen *s* sichtbar ist, welche, der Länge der Blattnerven folgend, über die Querwände *q* der Zellen hinziehen. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

hören hierher die unter dem Namen Endodermis in der Anatomie näher zu betrachtenden Umscheidungen der Gefäßbündel in den Wurzeln, deren Zellen mehr oder weniger verdickte und in Schwefelsäure unlösliche Membranen besitzen. Auch an den Häuten der bei Monokotylen häufigen Gummischläuche, sowie anderer secretführender Zellen hat man ein den Korkmembranen gleiches Verhalten nachgewiesen.

2. Verholzung. Diese chemische Metamorphose ist hauptsächlich charakteristisch für die Membranen derjenigen Zellen, welche zur Festigung des Pflanzenkörpers dienen; sie ist also an allen Elementen des Holzes, an den Bast- oder Sclerenchymzellen und an den Zellen harter Frucht- und Samenschalen zu finden. Da die Festigkeit der Pflanze überhaupt nur durch Zellmembranmasse erzielt werden kann, so sind alle zur Festigung dienenden Zellen sehr dickwandig; Verholzung ist daher auch in der Regel mit einer starken Verdickung der Zellhaut verbunden. Zur Nachweisung der Verholzung giebt es viele Reactionen, von denen folgende die wichtigsten sind. Phloroglucin und Salzsäure färben verholzte Zellhäute roth; ähnliche Rothfärbungen bringen Pyrrol und Salzsäure, Indol und Schwefelsäure, Resorcin und Schwefelsäure hervor. Durch Phenol oder auch Thymol mit Salzsäure, am besten mit chlorsaurem Kali combinirt, wird grüne bis blaue Färbung erzeugt. Salzsaures sowie schwefelsaures Anilin bewirken eine intensive Gelbfärbung.

Gegen Schwefelsäure sowie gegen Kupferoxydammoniak sind verholzte Zellhäute meist resistenter als reine Cellulosemembranen. Auch wird durch Jod und Schwefelsäure, sowie durch Chlorzinkjod keine Bläuung, sondern eine Gelb- oder Braunfärbung veranlasst. Wohl aber tritt nach Behandlung mit Kalilauge oder mit Salpetersäure an verholzten Membranen immer die Cellulosereaction mit Jod und Schwefelsäure oder mit Chlorzinkjod wieder hervor. Es ist daher die Annahme gerechtfertigt, dass die Verholzung auf der Inkrustirung der Cellulosemembran mit einer oder mit mehreren in den genannten Reagentien löslichen Substanzen beruht. Man hat diese für die Verholzung charakteristische inkrustirende Substanz als L i g n i n bezeichnet, ohne freilich sie selbst näher zu kennen. Wir haben aber Gründe zu der Vermuthung, dass es sich hier nicht um eine bestimmte chemische Verbindung handelt, sondern dass ein Gemisch verschiedenartiger, noch nicht genügend bekannter Substanzen durch seine Einlagerung in die Zellhaut den Verholzungsprocess ausmacht. Es scheint nämlich derjenige Gemengtheil dieser Stoffe gefunden zu sein, welcher die oben erwähnte Färbung mit Phenol oder Thymol und Salzsäure bedingt. VON HÖHNEL hält diesen Stoff mit dem C o n i f e r i n, einem Glykosid, für identisch, weil dieses die gleichen Reactionen giebt. Es hat denn auch SINGER nachgewiesen, dass übereinstimmend mit der Löslichkeit des Coniferins in Wasser durch längeres Kochen verholzter Membranen ein wässeriges Extract gewonnen wird, welches die Coniferinreaction giebt. In derselben Weise hat SINGER ferner wahrscheinlich gemacht, dass auch V a n i l l i n, ein Spaltungsproduct des Coniferins, in den verholzten Membranen vorhanden ist, denn er zeigte, dass die oben angegebenen Reactionen mit Phlorogluein und Salzsäure, Anilin, Indol und Pyrrol auch dem chemisch reinen Vanillin zukommen. Keineswegs sind wir aber damit über die chemische Natur der verholzten Membranen genügend aufgeklärt; es ist sogar wahrscheinlich, dass Coniferin und Vanillin bloße Nebenproducte bei der Verholzung und nicht identisch mit demjenigen noch unbekannten Gemengtheil sind, welcher die Aenderungen der physikalischen Eigenschaften bedingt, die mit der Verholzung verbunden sind. Was diese letzteren anlangt, so bestehen sie vor allen Dingen in einer Steigerung der Härte der Zellhaut bei Verminderung ihrer Dehnbarkeit und bei leichter Durchdringbarkeit für Wasser ohne bedeutende Aufquellung.

Bei den Holzzellen ist wegen der großen Dicke der Membran auch die Schalenbildung derselben sehr ausgesprochen. Man unterscheidet hier gewöhnlich leicht drei Schalen (Fig. 19, S. 85). Zu äußerst eine gleichmäßig dicke, stark lichtbrechende Lamelle, welche in der Mitte der die benachbarten Zellen trennenden Wand liegt und beiden Zellen gemeinsam angehört; sie wurde früher als p r i m ä r e M e m b r a n bezeichnet; jetzt ist für sie der Ausdruck M i t t e l l a m e l l e geläufig. Darauf folgen die zwei inneren Schalen. Von diesen ist die zunächst der Mittellamelle liegende, welche gewöhnlich von allen die dickste ist, die eigentlich verholzte; man nannte sie früher die s e c u n d ä r e M e m b r a n. Die

innerste, meist nicht sehr dicke Schale nimmt gewöhnlich an der Verholzung nicht theil und zeigt die Reaction der reinen Cellulose. Diese sonst als tertiäre Membran, jetzt häufiger als Innenhaut bezeichnete Schale überzieht alle Unebenheiten der Zellmembran und kleidet auch die Tüpfelkanäle und selbst die Schließhäute der Tüpfel aus. Die Mittellamelle zeigt ein von den beiden inneren Schalen wesentlich abweichendes Verhalten. Zwar färbt sie sich mit Chlorzinkjod ebensowenig blau wie die verholzte Schale, sondern ebenfalls gelb, aber in concentrirter Schwefelsäure, worin die verholzte und die innere Schale sich auflösen, bleibt sie ungelöst zurück, dagegen wird sie von Salpetersäure und chlorsaurem Kali angegriffen, und darauf beruht die Isolirbarkeit der Holzzellen durch Behandlung mit diesem Reagens. Nun hat aber DIPPEL gezeigt, dass die sogenannte Mittellamelle nicht aus einer gleichartigen Masse besteht, sondern dass zwei verschiedene Substanzen an ihrem Aufbau betheiligt sind; es ist nämlich nur eine innerste Schicht der Mittellamelle durch leichte Löslichkeit in Salpetersäure und chlorsaurem Kali und durch Unlöslichkeit in Schwefelsäure ausgezeichnet, während die beiden diese Platte umgebenden Schichten der Mittellamelle sich im Allgemeinen wie die übrigen Schalen der Zellhaut verhalten. Diese innerste Schicht der Mittellamelle bezeichnet DIPPEL als Intercellularsubstanz.

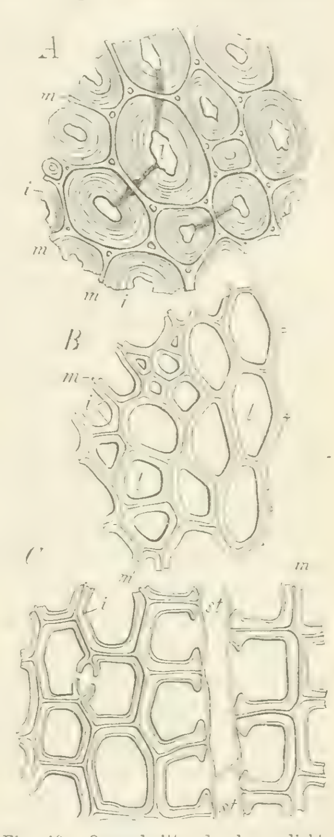


Fig. 49. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Schalenbildung; *m* die Mittellamellen, *i* ist überall die gesammte neben dieser liegende Hautsubstanz, die in *C* noch aus zwei concentrischen Schalen besteht; *l* das Lumen der Zelle, aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Rindengewebe des Stammes von Lycopodium chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem Fibrovasalstrang eines Stengels von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus sylvestris, mit einem Markstrahl *st*. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

3. Schleimmembranen. Es finden sich bei verschiedenen Pflanzen und in verschiedenen Pflanzentheilen eigenthümliche Zellen, deren Membran zum Theil aus Pflanzenschleim oder Gummiarten besteht, also aus Kohlenhydraten, welche der Cellulose gleich zusammengesetzt, aber dadurch von ihr unterschieden sind, dass sie schon bei gewöhnlicher Temperatur große Wassermassen in sich aufzusaugen vermögen, wobei sie das Volumen entsprechend vergrößern und eine gallertartige oder schleimige Consistenz annehmen. Im trockenen Zustande sind solche Häute hart, brüchig oder hornartig biegsam. Durch Benetzen mit Wasser tritt gewöhnlich sofort die Verschleimung ein; in Alkohol sind aber Pflanzenschleim und

Gummi unlöslich; deshalb wird darin die Aufquellung verhindert. In chemischer Beziehung zeigen die Schleimmembranen der verschiedenen Pflanzen große Mannigfaltigkeit; wir unterscheiden besonders zwei Arten solcher Schleime: erstens diejenigen, welche gegen Jod die Reactionen der Cellulose zeigen und bei Behandlung mit Salpetersäure nur Oxalsäure liefern, und zweitens diejenigen, welche den eigentlichen Gummiarten sich gleich verhalten, d. h. mit Jod keine Cellulosereaction, aber mit Salpetersäure außer Oxalsäure Schleimsäure geben. Ueberaus mannigfaltig und keineswegs unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen ist auch das Auftreten von Schleimmembranen im Pflanzenreiche. Da auch je nach diesem verschiedenen Auftreten die Bedeutung der Schleimmembranen unzweifelhaft eine ungleiche sein wird, so empfiehlt es sich, diese Fälle auseinander zu halten.

Die Schleimbildung in der Epidermis mancher Samen und trockener Früchte macht sich dadurch bemerklich, dass diese Pflanzentheile, wenn man sie in Wasser legt, sich mit einer dicken Schleimhülle umkleiden. Bekanntlich thun dies die Samen der Quitte, des Leins, diejenigen von Plantago, vieler Cruciferen, sowie die Mericarpien der Salviaarten. Der hier sich bildende Schleim entstammt, wie HOFMEISTER gezeigt hat, den Epidermiszellen der genannten Pflanzentheile und stellt Verdickungsschichten der Membranen dieser Zellen dar; gewöhnlich ist die nach außen gekehrte Wand durch übereinander gelagerte mehr oder weniger kappenförmige Schalen im höchsten Grade verdickt, oft bis zum Verschwinden des Lumens der Zelle. Beim Aufquellen zeigen sich häufig sehr deutliche in der gleichen Richtung orientirte Schichten, die abwechselnd in Wasser löslich und unlöslich oder doch minder quellbar sind. Alle diese Zellen besitzen eine verhältnissmäßig dünne primäre Membran, welche den gewöhnlichen Charakter der Cellulose zeigt; ihr sind die schleimig quellbaren Verdickungsschalen innen aufgelagert, und durch die Quellung der letzteren wird sie gesprengt, so dass der Schleim nach außen hervordringt. Wie meine Untersuchungen gezeigt haben, entstehen diese Schleimmembranen nicht durch Verschleimung ursprünglich aus gewöhnlicher Cellulose bestehender Membranschichten, sondern sie haben gleich bei ihrer Bildung in der jungen Zelle, wo sie sich allmählich schichtenweise der nach außen gekehrten Zellwand innenseitig auflagern, schon den gallertartigen Zustand und alle sonstigen chemischen Eigenschaften, die sie im fertigen Zustande zeigen.

Schleimzellen, welche in inneren Geweben des Pflanzenkörpers zerstreut zwischen den übrigen Zellen liegen und deren Schleim der Zellhaut angehört, finden sich in verschiedenen Pflanzenfamilien. Als Beispiel dafür können die bei den Malvaceen und verwandten Familien im gesammten Parenchymgewebe vorkommenden schleimführenden Zellen dienen, bei denen einer dünnen primären Cellulosemembran starke secundäre Verdickungen, die aus Schleim bestehen, aufgelagert sind.

Als Reservestoff in den Samen treten Verdickungsschichten der Zellmembran, die aus Schleim bestehen, in dem Schleim-Endosperm der

Leguminosen auf, welches als eine mehr oder minder starke Zellschicht zwischen der Samenschale und dem Embryo liegt. Nach NADELMANN werden auch diese Wandverdickungen direct als Schleim angelegt und bei der Keimung aufgelöst und verbraucht, sie reihen sich also physiologisch der unten erwähnten Reservecellulose an; doch färbt Chlorzinkjod diesen Schleim nicht blau.

Die Gallerthüllen vieler Algenzellen gehören ebenfalls der Zellmembran an, aber sie stellen die äußerste Schale derselben dar, während der übrige Theil der Zellhaut das gewöhnliche Verhalten einer Cellulosemembran besitzt. Bei Fadenalgen, wie Zygnemaceen, Rivulariaceen, Nostochaceen etc. erscheinen dieselben wie Gallertscheiden, in denen die Fäden eingeschlossen sind, während auch bei einzelligen Algen, wie bei vielen Palmellaceen und Chroococcaceen, denen sich in dieser Beziehung auch manche Spaltpilze anschließen, die einzelne Zelle von einer Gallerthülle umgeben sein kann. Nach KLEBS entstehen die Gallertscheiden wenigstens bei den Zygnemaceen und einigen Desmidiaceen nicht durch Metamorphose der äußeren Schicht der gewöhnlichen Zellmembran, sondern sind jederzeit scharf von derselben abgegrenzt. Sie färben sich auch nicht wie diese mit Chlorzinkjod blau.

Im Gegensatz zu allen hier besprochenen Schleimmembranen stehen die wirklichen Verschleimungen, d. h. diejenigen Erscheinungen, wo eine Zellhaut von anfangs gewöhnlicher Beschaffenheit zu einer gewissen Zeit eine Metamorphose erleidet, indem sie in Schleim oder Gummi sich umwandelt. Dieser Process ist in der Regel mit einer völligen Desorganisation der ganzen Zelle verbunden. Als Beispiel dafür können die Schleimbildungen an vielen Laubknospen gelten, wo nach HANSTEIN verschiedenartig gestaltete Trichomgebilde es sind, welche den Schleim dadurch erzeugen, dass eine unmittelbar unter der Cuticula gelegene Membranschicht dieser Zellen allmählich in Schleim sich verwandelt, welcher aufquellend die Cuticula sprengt und nach außen tritt. Auch die bei den Amygdalaceen und Mimosaceen, sowie bei verschiedenen Astragalusarten sich zeigende sogenannte Gummosis, die in einer enormen Gummibildung besteht, schließt sich hier an, denn dieses Gummi entsteht dadurch, dass die Membranen ganzer Zellencomplexe, besonders im Holzkörper, in Gummi sich umwandeln.

4. Reservecellulose und Amyloid. Physiologisch und auch chemisch höchst eigenartig verhalten sich die Zellmembranen der Reservestoffbehälter mancher Samen, also von Endosperm-, beziehendlich Cotyledonenzellen, indem die Kohlenhydrate, welche als Reservestoffe aufgespeichert werden sollen, nicht wie gewöhnlich in Form von Stärkemehlkörnern, sondern in Gestalt von Verdickungsschalen der Zellhäute niedergelegt werden. Wir sehen während der Reifung der Samen auf der wie gewöhnliche Cellulose sich verhaltenden dünnen primären Zellhaut meist eine starke secundäre Membranschale, gewöhnlich mit ausgeprägter Tüpfelbildung sich ablagern; im reifen Samen ist sie vollständig entwickelt, aber bei der Keimung wird sie allmählich wieder resorbirt.

meist so vollständig, dass zuletzt wiederum nur die ursprüngliche primäre Zellhaut übrig bleibt (Fig. 50). Diese Verdickungsschalen verhalten sich auch sonst nicht wie gewöhnliche Cellulose; sie bestehen entweder aus Amyloid, welches durch die Eigenthümlichkeit, mit Jod allein wie Stärkemehl sich blau zu färben, ausgezeichnet ist und von mir in den Cotyledonen von Tropaeolum und im Endosperm der Primulaceen näher untersucht worden ist, auch bei Impatiens, Paeonia und in den Cotyledonen mancher Leguminosen vorkommt, oder aber nach einer von Reiss bei mir angestellten Untersuchung aus Reservecellulose, d. i. eine besondere Cellulosemodification, die zwar in den gewöhnlichen Reactionen mit Cellulose übereinstimmt, aber bei der Verzuckerung nicht wie diese Dextrose, sondern eine andere Zuckerart, Seminose, liefert; diese kommt vor im Endosperm der Dattel und anderer Palmensamen, bei Allium, Asparagus, Iris, Strychnos, Coffea, Foeniculum, in den Cotyledonen der Leguminosen, und ist wahrscheinlich noch weiter verbreitet.



Fig. 50. Zellen der Cotyledonen des Samens von Impatiens Balsamina. A aus dem ungekeimten Samen mit den partiellen Verdickungsschichten der Membranen aus Reservecellulose. B aus dem keimenden Samen, wo die Zellwandverdickungen in Lösung begriffen, d. h. theils schon [illegible] [illegible]

In der Zellmembran eingelagert treten manchmal Farbstoffe auf. So z. B. bei den Farbhölzern, wo beim Uebergange des Splintes in Kernholz eigenthümliche Farbstoffe in der Membran der Holzzellen entstehen. Viele Farbstoffe der Pilze sind in den Zellmembranen enthalten.

Die Einlagerung anorganischer Substanzen in die Zellhaut. Es wurde schon oben erwähnt, dass in jeder Zellhaut wenigstens geringe Mengen feuerfester Bestandtheile eingelagert sind. Ihre Vertheilung in der Membran ist jedoch eine so feine und gleichmäßige, dass eine mikroskopische Wahrnehmung derselben für gewöhnlich ausgeschlossen ist. Von ihrem Vorhandensein kann man sich aber überzeugen, wenn Schnitte durch beliebige Pflanzentheile vorsichtig geglüht werden; es bleibt dann ein Aschenskelet zurück, welches noch deutlich die Zellwände des durchschnittenen Gewebes erkennen lässt. Im Allgemeinen sind diese Aschenskelete in Säuren vollkommen löslich, bestehen also wohl aus Calciumsalzen, denen vielleicht

auch noch Magnesium- und Kaliumsalze sich zugesellen. In manchen Fällen sind aber der Zellhaut ungewöhnlich große Mengen gewisser anorganischer Bestandtheile eingelagert, und damit sind in der Regel Eigenthümlichkeiten im Aussehen und in der Beschaffenheit der Zellhaut verbunden. Es handelt sich hier hauptsächlich um folgende Stoffe:

1. Calciumoxalatkrystalle sind in mikroskopisch erkennbarer Form manchen Zellhäuten ein- oder aufgelagert. Solms-Laubach hat dergleichen namentlich in den Zellen der Rinde und des Phloems und in den Außenwänden der Epidermiszellen vieler Coniferen, sowie auch in den Außenwänden der Epidermis verschiedener Pflanzen nachgewiesen. Sie können anfangs der Innenseite der Zellhaut aufgelagert sein und durch späteres centripetales Dickenwachsthum der Zellhaut in das Innere derselben zu liegen kommen, wie z. B. bei den Bastzellen von Taxus, während sie nach Pfitzer in den Wurzeln von Biota und Juniperus erst nachträglich in der Mittellamelle der schon beträchtlich verdickten Membranen entstehen.

2. Calciumkarbonat bringt an manchen Zellhäuten förmliche Inkrustationen hervor, indem es in solcher Menge denselben eingelagert ist, dass dieselben eine krustenartige, starre Beschaffenheit annehmen. Unter den Algen kommen besonders bei den Characeen und den Corallineen solche mit kohlensaurem Kalk inkrustirte Membranen vor. Bei Phanerogamen tritt Aehnliches an manchen Haaren auf, nämlich an denjenigen der Boragineen, einiger Compositen, wie Helianthus, der Cucurbitaceen, vieler Cruciferen etc. In allen solchen Zellhäuten giebt sich der kohlensaure Kalk mikroskopisch daran zu erkennen, dass er bei Zusatz einer Säure unter Blasenentwicklung aufgelöst wird.

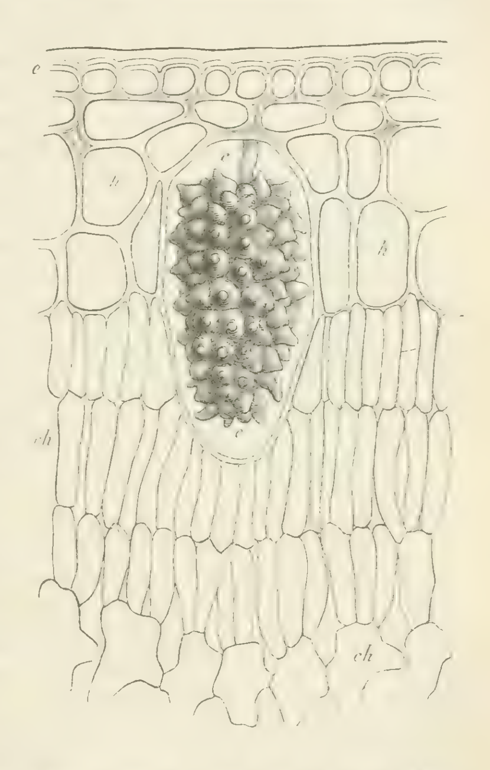


Fig. 51. Cystolith *c* in einer Zelle der Hypodermis *h* der Blattoberseite von Ficus elastica; *e* Epidermis, *ch* das chlorophyllhaltige Blattgewebe. Nach Sachs.

Ein besonderer Fall des Auftretens von Calciumkarbonat in der Zellhaut sind die unter dem Namen Cystolithen bekannten eigenthümlichen Gebilde der Urticaceen, Cucurbitaceen und Acanthaceen. Bei den zwei erstgenannten finden sie sich in vereinzelten aber zahlreichen erweiterten Zellen der Epidermis oder in subepidermalen Zellen der Blätter (Fig. 51);

bei den Acanthaceen sind sie sehr zahlreich im Rindenparenchym in vereinzelten ebenfalls etwas erweiterten Zellen. Stets ist der Zellraum, der sonst keine anderen Inhaltskörper erkennen lässt, fast ganz von dem Cystolithen ausgefüllt. Dieser ist gewöhnlich mit einem Stiele entweder der Außenwand oder der Seitenwand der Epidermiszelle angeheftet und gleicht äußerlich oft einer dichtbeerigen Weintraube; der Cystolith selbst ist steinhart und brüchig, sein Stiel aber biegsam. Krystalle sind in den Cystolithen nicht erkennbar, auch polarisiren diese Körper nach Sachs das Licht nicht; der kohlensaure Kalk kann daher nicht in krystallinischer Form abgelagert sein. Setzt man aber Essigsäure zu dem Objecte, so sieht man in der Nachbarschaft der Cystolithen lebhafte Kohlensäureblasenentwicklung, wobei die vorher undurchsichtige Substanz des Cystolithen sich von außen nach innen allmählich aufhellt. Zuletzt bleibt ein sehr substanzarmes, viel schwächer lichtbrechendes Skelet organischer Grundmasse übrig, welches noch dieselbe Gestalt wie der unversehrte Cystolith besitzt und mit Chlorzinkjod blau gefärbt wird, auch oft deutliche der Oberfläche parallele Schichtenbildung und senkrecht zu dieser verlaufende Streifung zeigt. Der kohlensaure Kalk muss der Cellulosemasse offenbar in feinster Vertheilung eingelagert sein. Die Cystolithen entstehen als warzenartige Auswüchse der Hautinnenseite ihrer Zellen, die dann am freien ins Innere hineinragenden Ende keulig anschwellen und sich dann allmählich mit kohlensaurem Kalke imprägniren, wobei nach Melnikoff das Calcium anfangs in einer anderen Verbindung aufzutreten scheint, weil bei jüngeren Cystolithen Kohlensäureentwickelung nach Säurezusatz häufig unterbleiben soll, während Calcium deutlich darin nachgewiesen werden kann durch Bildung von Calciumoxalatkrystallen bei Zusatz von oxalsaurem Ammon.

3. Kieselsäure tritt bisweilen in großer Menge als Einlagerung der Zellmembran auf. Stark verkieselte Zellen zeichnen sich durch große Härte aus und geben beim Glühen Kieselskelete, die oft die feinsten Structurverhältnisse der Membran noch erkennen lassen. Solche Skelete lösen sich in Säuren nicht auf; auch gewinnt man sie ohne Glühen, wenn man die organische Substanz der Zellhaut durch Chromsäure und Schwefelsäure auflöst. Unter den Algen sind die Diatomaceen, unter den Gefäßpflanzen die Epidermiszellen der Equisetaceen, Gramineen und Urticaceen, die Haare von Deutzia etc., auch die Korkzellen der Urticaceen durch starke Verkieselung ausgezeichnet; und in geringen Mengen findet sich Kieselsäure in vielen Zellmembranen, auch in solchen, welche inneren Geweben, wie den Gefäßbündeln und dem Parenchym angehören.

Ueber den wahren Vorgang des Wachsthums der Zellmembran lässt sich dermalen noch kein abschließendes Urtheil gewinnen. Indessen verdient bei allen Erklärungsversuchen die Thatsache Berücksichtigung, dass die Zellhäute nur so lange eines Wachsens fähig sind, als sich die betreffende Zelle noch im Besitze eines lebenden Protoplasmakörpers befindet. Von der Wechselwirkung des letzteren und der wachsenden Zellhaut haben wir noch keine befriedigende Vorstellung. Ueber die Wachsthumsweise selbst aber stehen sich noch zwei verschiedene Theorien

gegenüber, die man als die Intussusceptions- und die Appositionstheorie bezeichnet. Früher hielt man lange Zeit an der letzteren fest; man dachte sich das Dickenwachsthum der Zellhaut so vor sich gehend, dass der ursprünglich vorhandenen dünnen Haut wiederholt neue concentrische Schichten auf der Innenseite angelagert werden, so dass also jedesmal die innerste Schicht die jüngste sein müsste. Die Schichten- und Schalenbildung der Zellhaut schien auf diese Weise sehr einfach erklärt. Hiergegen hat aber Nägeli schwerwiegende Beobachtungsthatsachen angeführt, welche umgekehrt für die von ihm aufgestellte Intussusceptionstheorie zu sprechen scheinen. Die Schichtenbildung dicker Zellmembranen ist nämlich nicht eine Aneinanderlagerung gleichartiger, sondern ein Wechsel ungleichartiger, nämlich wasserreicher und wasserarmer Schichten, welche nicht durch Apposition, sondern durch innere Differenzirung der schon gebildeten Haut entstehen müssen. Entscheidend hierfür ist die Thatsache, dass auf der Innenseite jeder Zellhaut zu jeder Zeit eine dichte wasserarme Schicht liegt; fände das Dickenwachsthum durch successive Anlagerung von Schichten statt, so müsste abwechselnd bald eine dichte und bald eine weiche Schicht die innerste, jüngste sein, was aber nicht der Fall ist. War auf diese Weise das Dickenwachsthum der Zellhaut auf eine Einlagerung neuer Zellstoffmoleküle zwischen die vorhandenen zurückgeführt, so fiel auch das Flächenwachsthum in der ungezwungensten Weise unter den nämlichen Gesichtspunkt. Denn dass dieses nicht durch eine einfache Apposition gedacht werden kann, ist selbstverständlich; es muss durch Einschiebung neuer Partikel zwischen die schon vorhandenen erfolgen, welche dadurch auseinandergedrängt werden. Man kann sich das Wachsthum der Zellhaut durch Einlagerung nur so vorstellen, dass aus dem Protoplasma eine wässerige Lösung zwischen die Moleküle der Zellhaut eindringt; wahrscheinlich ist es die Lösung einer der Cellulose verwandten Substanz, welche nun zwischen den Molekülen der Zellhaut zu neuen festen Molekülen von Zellstoff sich umwandelt.



Fig. 52. Pollenmutterzellen von Cucurbita Pepo; *sg* die in Auflösung begriffenen äußeren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle; *sp* die sogenannten Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jüngeren Pollenzellen umgeben und später ebenfalls sich auflösen; *ph* die Haut der Pollenzelle, mit stachelartigen nach außen gerichteten Verdickungen; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der durch Alkohol contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzellen. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

Von der concentrischen Schichtenbildung einer durch Intussusception wachsenden Zellhaut ist natürlich wesentlich verschieden die wiederholte Zellbildung um einen und denselben Protoplasmakörper; diese kann daher keinen Beweis gegen das Wachsthum durch Intussusception erbringen. Es entstehen so allerdings ineinander geschachtelte Zellhäute, die aber nicht als Schichten einer Zellhaut betrachtet werden dürfen. Dieser Vorgang ist z. B. bei der Bildung der Pollenkörner zu beobachten. Innerhalb derjenigen Zellhautschichten, welche die Specialmutterzellen des Pollens genannt werden, bildet jeder Protoplasmakörper um sich eine neue Zellhaut, die Membran der späteren Pollenzelle; und dieses geschieht, bevor die Mutterzellhaut zerstört ist, wie aus der Figur 52 und deren Beschreibung näher ersichtlich ist. Auch hat Krabbe gefunden, dass beim Dickenwachsthum der Membranen der Bastzellen eine Aufeinanderlagerung successive neugebildeter Cellulosehäute vorliegt.

In der jüngsten Zeit haben nun etliche Forscher, besonders Strasburger, einige Beobachtungen und gewisse Gründe angeführt, welche für das Wachsen der Zellhaut

durch Apposition sprechen sollen. Soweit diese Beobachtungen das Dickenwachsthum der Zellhaut betreffen, scheint es sich hauptsächlich um solche Fälle zu handeln, wo erst nach einer längeren Ruhepause, oder wenn die alte Zellmembran aus irgendwelchen Ursachen unthätig geworden, der Protoplasmakörper plötzlich wieder von neuem Membranschichten um sich herum absondert, wo also eher der Fall einer wiederholten Zellhautbildung vorliegen dürfte. Ein Beispiel hierfür sind besonders die Bastzellen von Taxus baccata, welche, wie ich gezeigt habe, zunächst lange Zeit dünnwandig bleiben und erst im Alter manchmal fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt werden. Hier sind nun vor dem Beginn der Verdickung kleine Calciumoxalatkrystalle der Innenseite der Zellhaut aufgelagert; diese werden später von den Verdickungsschichten überzogen, die letzteren beginnen also thatsächlich mit der Apposition einer neuen Lamelle. Auch die Beobachtung von Klebs, dass Zellen von Algen etc. nach eingetretener Plasmolyse noch eine neue Zellwand bilden können, lässt sich als eine wiederholte Zellhautbildung auffassen und kann keinen Beweis für das Wachsthum durch Apposition abgeben. Schmitz und Strasburger haben das Wachsen durch Apposition nun auch mit dem Flächenwachsthum der Zellhaut in Einklang zu bringen versucht; um das zu können, sind sie gezwungen anzunehmen, dass das Flächenwachsthum der Membran lediglich eine Folge der durch den hydrostatischen Druck des Zellinhaltes auf dieselbe ausgeübten Dehnung sei. Die Beobachtung giebt nun freilich für diese Hypothese keinerlei Anhaltspunkte; man müsste denn an die bei manchen Algen zu beobachtende Erscheinung denken, dass während des Wachsens der Zelle immer die äußersten Schichten der Membran durch Dehnung zersprengt werden und dafür innere Membranschichten, welche inzwischen neu gebildet worden sind, an deren Stelle treten. Doch auch dies ließe sich nach der Intussusceptionstheorie erklären, wenn man annähme, dass den äußeren Schichten die Fähigkeit der Intussusception verloren gegangen ist. In allen anderen Fällen ist dagegen selbst bei sehr starkem Wachsthum der Zelle kein Zerreißen äußerer Hautschichten und Ersatz durch neue innere Schichten zu beobachten. Auch ist eine so bedeutende Dehnung, wie sie bei stark wachsenden Zellen nach dieser Theorie stattfinden müsste, überaus unwahrscheinlich; ja sie würde ganz unmöglich sein bei solchen Zellen, welche wie z. B. die Pollenschläuche an ihren Spitzen äußerst lebhaft wachsen, während sie an ihren hinteren älteren Theilen bereits collabirt sind. Auch die Faltenbildung der Zellmembran, welche durch Flächenwachsthum bewirkt wird, kann nicht durch Dehnung, sondern nur durch Einlagerung neuer Cellulosemoleküle erklärt werden. Solche Membranfaltungen kommen namentlich in den Zellen des Assimilationsgewebes in den Nadeln von Pinus sylvestris vor. Dieselben ragen tief in das Innere der Zellen hinein (Fig. 69), sie müssen also dem hydrostatischen Drucke der Zelle entgegen wachsen.

Literatur. H. v. Mohl, Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845. Außerdem zahlreiche Abhandlungen in der Botanischen Zeitung. — Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856. — C. v. Nägeli, Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. zu München 1864, Mai u. Juli. — Schleiden und Vogel, Ueber das Amyloid. Beiträge zur Botanik von Schleiden. I. Leipzig 1844. — Hofmeister, Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen und Perikarpien. Berichte der Sächs. Ges. d. Wiss. 1858 pag. 18. — Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — J. v. Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Botan. Zeitg. 1868 pag. 697. — Frank, Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 161. — Dippel, Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. X. pag. 181. u. XI. pag. 125. — Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. § 114. — Lehrbuch der Botanik. Vierte Aufl. Leipzig 1874 pag. 19. — Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882. — Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge. Heft 2. 1889. — Millardet, Developpement en epaisseur des parois cellulaires. Ann. des sc. nat. Bot. ser. V. T. 6. pag. 300. —

Baranetzki, Verdickung der Parenchymzellmembran. Ann. sc. nat. sér. VII. T. IV. pag. 135. — Solms-Laubach, Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen. Bot. Zeitg. 1871 pag. 509. — Pfitzer, Ueber die Einlagerung von Kalkoxalatkrystallen in die pflanzliche Zellhaut. Flora 1872 pag. 97. — Melnikoff, Untersuchungen über das Vorkommen des kohlensauren Kalkes in Pflanzen. Bonn 1877. — Leitgeb, Die Inkrustation der Membran von Acetabularia. Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss. Wien 1887 pag. 13. — Schmitz, Ueber Bildung und Wachsthum pflanzlicher Zellmembranen. Verhandl. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. 1880 pag. 250. — Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1887 pag. 346. — Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen II. pag. 333. — Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Daselbst pag. 489. — Zacharias, Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888 pag. LXIII. und Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889 pag. 107. — v. Höhnel, Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 76, I. pag. 507. — Histochemische Untersuchungen über das Xylophilin und das Coniferin. Daselbst pag. 663. — Singer, Beiträge zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz und der verholzten Gewebe. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 85. I. pag. 345. — Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 93. I. pag. 17. — Krasser, Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiß in der pflanzlichen Zellhaut etc. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 94. I. pag. 118. — A. Fischer, Zur Eiweißreaction der Zellmembran. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1877 pag. 423. — Klebs, Bot. Zeitg. pag. 697. — Zimmermann, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Handbuch der Botanik. Breslau 1888. — Heinricher, Zur Biologie der Gattung Impatiens. Flora 1888. — Reiss, Ueber die Natur der Reservecellulose. Landwirthschaftl. Jahrb. 1889. — Nadelmann, Ueber die Schleimendosperme der Leguminosen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XXI. 1890.

§ 10. **Entstehung der Zellen.** Jede Bildung neuer Zellen setzt immer die Existenz schon vorhandener Zellen voraus, und immer sind das Protoplasma und der Zellkern der letzteren dabei betheiligt. Sie beginnt nämlich mit der Neugestaltung eines Protoplasmakörpers um ein neues Bildungscentrum, und das vorhandene Protoplasma selbst ist es, welches das Material hierzu liefern muss. Früher oder später umkleidet sich der neu constituirte Protoplasmakörper mit einer Zellhaut. Dies sind die einzigen allen Neubildungen von Zellen gemeinsamen Vorgänge. Gehen wir ins Einzelne, so begegnen wir sogleich einer großen Mannigfaltigkeit, die uns zwingt, folgende Arten der Zellbildung zu unterscheiden, wobei wir zugleich erkennen, dass die Entstehung der Zellen nicht immer auf eine Vermehrung der Zahl der vorhandenen Zellen hinausläuft.

1. Die Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle. Diese besteht darin, dass aus dem gesammten Protoplasmakörper einer schon vorhandenen Zelle eine einzige neue Zelle gebildet wird, wobei also nur die Zellhaut der ersteren nicht mit auf die letztere übergeht.

2. Die Conjugation oder Zellverschmelzung. Hierbei verschmelzen die Protoplasmakörper von zwei oder mehr Zellen mit einander zur Bildung einer einzigen neuen Zelle, die dann auch wieder früher oder später mit einer frischen Zellhaut sich umkleidet.

3. Die Vermehrung einer Zelle durch Erzeugung von zwei oder mehr Protoplasmakörpern aus einem. Wir begreifen hierunter sämmtliche Erscheinungen, durch welche die Zahl der Zellen vermehrt wird. In dieser Beziehung nennt man immer diejenige Zelle, welche die neuen Zellen erzeugt, die Mutterzelle, und jene die Tochterzellen. Hierbei tritt nun aber eine große Mannigfaltigkeit hervor, in welcher sich zunächst folgende zwei Typen unterscheiden lassen:

a. die freie Zellbildung. Hier wird zur Bildung der neuen Zellen meist nur ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle, bisweilen auch das ganze, verwendet, und die neugebildeten Tochterzellen stehen nicht mit der Haut der Mutterzelle im Verbande, sondern liegen frei im Inneren der letzteren.



Fig. 53. Schwärmsporen von Oedogonium. A und B Austritt derselben aus der Zelle. C eine Schwärmspore frei, in Bewegung; D die-[illegible] Haftscheibe gebildet hat; E Austritt des gesammten Protoplasmas einer Keimpflanze in Form einer Schwärmspore. 350fach vergrößert. Nach PRINGSHEIM.

b. die Zelltheilung, wobei stets die Gesammtmasse des Protoplasmas der Mutterzelle und auch die Membran der letzteren mit auf die Tochterzellen übergehen und wobei die zwischen diesen auftretende neue Scheidewand mit der Mutterzellhaut zu einem Ganzen zusammenhängt.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass allgemein bei diesen verschiedenen Zellbildungsprocessen der Zellkern eine wichtige Rolle spielt. Bei der bloßen Verjüngung der Zelle geht er wie das gesammte Protoplasma auf die neue Zelle über. Bei der Conjugation ist es allgemeine Regel, dass mit der Verschmelzung der Protoplasmakörper auch eine solche ihrer Zellkerne zu einem neuen Kern Hand in Hand geht. Ebenso darf es als allgemein gültig betrachtet werden, dass jeder Zellvermehrung, geschehe sie nun als freie Zellbildung oder als Theilung, eine Theilung des Mutterkernes vorausgeht, und dass somit die Tochterkerne immer von dem Kerne der Mutterzellen abstammen. Da wir die Vorgänge der Kerntheilung schon oben im § 3 besprochen haben, werden wir hier auf dieselbe nicht wieder näher eingehen.

Wir betrachen nun die wichtigeren Formen der Zellbildung an einigen Beispielen genauer. Soweit es sich dabei um Bildung von Fortpflanzungszellen handelt, verzichten wir hier auf eine ausführlichere Schilderung,

da die letztere im zweiten Bande bei der Fortpflanzung der Kryptogamen und Phanerogamen ihre eigentliche Stelle findet.

1. Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle. Dieser Process findet nur bei der Bildung von Fortpflanzungszellen statt. Als Beispiel kann die Bildung der Schwärmsporen mancher Algen, z. B. bei Oedogonium (Fig. 53, S. 94) gelten. Der gesammte Protoplasmakörper einer vegetativen Zelle eines Fadens zieht sich zusammen, stößt einen Theil des Zellsaftwassers aus; dabei ändert er seine Gesammtform, indem er seine Zellhaut verlässt. Der vorher fast cylindrische Körper ist jetzt mehr eiförmig und zeigt nun ein breites grünes und ein hyalines schmaleres Ende, um welches ein Kranz von Wimpern sitzt, welche die Bewegung der Schwärmspore im Wasser veranlassen. Das hyaline Ende wird nach beendigtem Schwärmen zur Basis, das grüne Ende wächst allein weiter, sobald sich die neue Zelle mit einer Zellhaut umkleidet hat.

Unter diesen Typus fällt auch die Pollenbildung der Phanerogamen. Ihr geht voraus eine Theilung der Pollenmutterzelle in vier Specialmutterzellen, wodurch vier durch Zellwände getrennte Kammern entstehen. Der ganze Protoplasmakörper einer jeden Specialmutterzelle umkleidet sich nun, ohne zunächst die Mutterzelle zu verlassen, mit einer neuen Zellmembran und wird dadurch zur Pollenzelle (Fig. 52), worauf nun erst die Membranen der Mutterzellen aufgelöst und die Pollenzellen befreit werden.

2. Zellbildung durch Conjugation. Dieser Vorgang kommt ebenfalls nur bei der Erzeugung von Fortpflanzungszellen vor. In der einfachsten Form finden wir ihn bei einer Algengruppe, den Conjugaten. Eine zu diesen gehörige Fadenalge, die Spirogyra longata, soll uns zur Erläuterung dieser Zellbildung dienen. Jeder Faden besteht aus einer Reihe unter sich gleicher, mit Protoplasma, Zellkern und spiralbandförmigem Chlorophyllkörper versehenen Zellen (Fig. 54). Die Conjugation findet hier immer zwischen

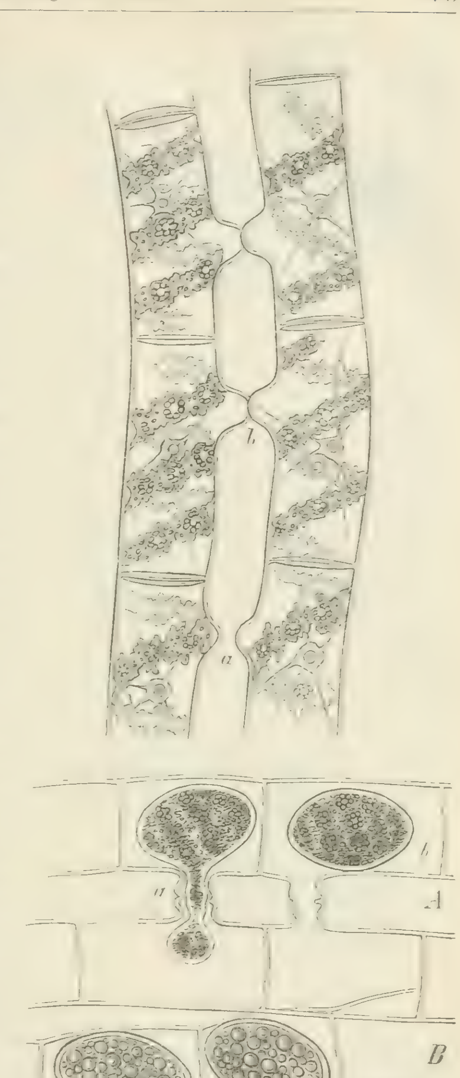


Fig. 54 und 55. Copulation von Spirogyra longata. Fig. 54. Zwei zur Copulation sich vorbereitende Fäden, die Zellen mit spiraligen Chlorophyllbändern (vgl. Fig. 15) treiben die Ausstülpungen *a* und *b*, die gegeneinander wachsen, zur Vorbereitung der Copulation. — Fig. 55. *A* in Copulation begriffene Zellen; bei *a* schlüpft der Protoplasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere Zelle; bei *b* ist dieses geschehen: das Chlorophyllband nebst den Stärkekörnern ist noch theilweis zu erkennen. *B* die jungen Zygosporen mit Haut umkleidet; der Protoplasmakörper enthält zahlreiche Oeltropfen. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

den gegenüberliegenden Zellen zweier Fäden statt, welche sich mehr oder weniger parallel nebeneinander gelegt haben. Sie beginnt damit, dass die Zellen seitliche Ausstülpungen treiben (Fig. 54, S. 95 bei *a*); diese wachsen so lange fort, bis sie aufeinander treffen (*b*). Darauf contrahirt sich der Protoplasmaschlauch jeder betheiligten Zelle und rundet sich unter Ausstoßung des Zellsaftwassers immer mehr ab, wobei er von der Zellhaut sich abgelöst und eine vollständige Umlagerung seiner inneren Partien erfahren hat. Dies geschieht gleichzeitig in den beiden in Conjugation tretenden Zellen. Darauf öffnet sich die Zellwand zwischen den beiden Ausstülpungen, und einer der beiden länglichrunden Protoplasmakörper gleitet nun langsam durch den so entstandenen Verbindungskanal in den anderen Zellraum hinüber, wo er mit dem dort liegenden Protoplasma zu einem einzigen Körper verschmilzt (Fig. 55 *a*, S. 95). Nach vollendeter Conjugation (Fig. 55 *b*) ist der vereinigte Körper wieder länglichrund und nur wenig größer als einer der beiden Körper vorher war; es muss also während der Vereinigung noch eine weitere Ausstoßung von Wasser und damit weitere Contraction stattfinden. Der conjugirte Protoplasmakörper umkleidet sich nun mit einer neuen Zellhaut und ist dadurch zu einer sogenannten Zygospore geworden. Diese ist nach Verwesung der alten Zellhäute völlig isolirt und keimt nach mehrmonatlicher Ruhe, wobei sie zu einem neuen Zellenfaden auswächst.

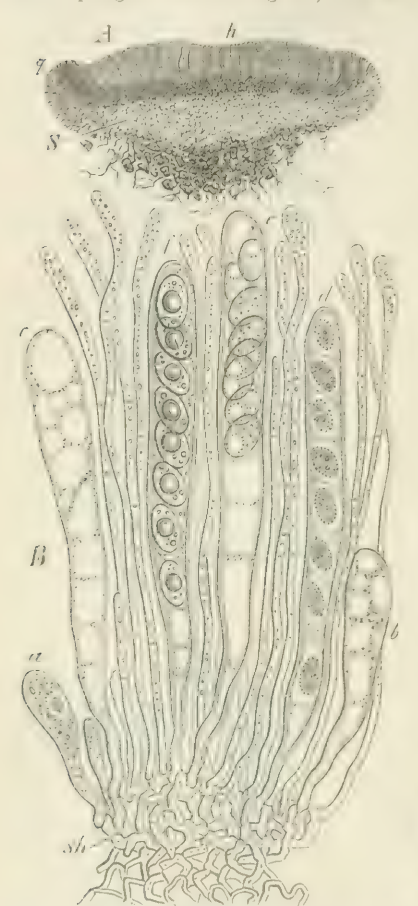


Fig. 56. Bildung der Schlauchsporen bei Peziza convexula. *A* senkrechter Durchschnitt des ganzen Pilzes, 20mal vergrößert; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umgiebt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Haftfäden hervor, welche zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums, 550fach vergrößert; *sh* subhymeniale Schicht, aus verflochtenen Fäden bestehend; *a*—*f* aufeinander folgende Stadien der Entwickelung der sporenbildenden Schläuche mit ihren Sporen im Inneren; dazwischen dünnere Schläuche, die sogenannten Paraphysen, welche einen rothen körnigen Inhalt besitzen. Nach Sachs.

Während hier die sich vereinigenden Protoplasmakörper völlig gleichartig sind, kommen auch Conjugationen zwischen ungleichartigen Zellen vor. Im Grunde gehören alle Vereinigungen ungleicher Sexualzellen hierher. Wie wir im zweiten Bande bei der Fortpflanzung der Kryptogamen sehen werden, vereinigen sich die beweglichen männlichen Befruchtungskörper, die sogenannten Spermatozoiden, in denen wir nackte Protoplasmagebilde, Primordialzellen vor uns haben, mit einem im weiblichen Organe dieser Pflanzen befindlichen Protoplasmakörper, der sogenannten Eizelle, welche dadurch befruchtet wird, d. h. zu einer neuen vollständigen, mit Haut sich umkleidenden Zelle sich ausbildet, von welcher dann die Entwickelung eines neuen Pflanzenindividuums ausgeht.

Zur Zellbildung durch Conjugation rechnen wir dagegen nicht die bei manchen vegetativen Zellen, z. B. bei vielen Pilzfäden, bei der Entstehung der Milchröhren und der Tracheen der Gefäßpflanzen auftretende Erscheinung, dass zwei oder mehrere Zellen an einer beschränkten Stelle

durch Verschwinden des trennenden Membranstückes in offene Communication treten. Eine Verschmelzung der Zellkerne findet dabei nicht statt, und wir können füglich hier nicht von einer Bildung einer neuen Zelle reden. Der Vorgang wird in der Anatomie bei der Entstehung der Zellfusionen zu betrachten sein.

3. **Freie Zellbildung.** Auch diese ist ausschließlich an die Processe der Fortpflanzung gebunden. Nach der oben für die freie Zellbildung gegebenen Begriffsbestimmung fallen hierunter verschiedene, jedoch nur in untergeordneten Details von einander abweichende Erscheinungen. In dem einen Falle sammelt sich nur ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle um neue Bildungsmittelpunkte, ein anderer Theil desselben bleibt übrig und stellt den noch verbleibenden Protoplasmakörper der Mutterzelle dar, die hier noch mehr oder minder lange Zeit fortlebt. Als Beispiel hierfür kann die Sporenbildung der Ascomyceten und der Flechten gelten (Fig. 56, S. 96). Die schlauchförmigen Mutterzellen der Sporen enthalten vor der Sporenbildung ein schaumiges Protoplasma (*a*—*c*), welches später im oberen Theil des Schlauches sich verdichtet. Dort entstehen nun in jedem Schlauche acht Sporen: es sammelt sich ein Theil des Protoplasmas um acht Punkte zu ellipsoidischen Massen; jede solche Ansammlung ist anfänglich durch einen hellen Hof gegen das übrige Protoplasma des Schlauches abgesondert (*d*). Später verschwindet der helle Hof, die Sporen grenzen sich schärfer ab und jede umgiebt sich endlich mit einer festen Haut, wodurch sie zur fertigen Spore wird (*e*—*f*).



Fig. 57. Zoosporangien einer Achlya, *A* noch geschlossen, *B* die Zoosporen entlassend; bei *c* eine seitliche Sprossung des Schlauches: *a* eben herausgetretene Zoosporen, *b* zurückgelassene Häute der bereits ausgeschwärmten, *c* schwärmende Zoosporen. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

Ein anderer Fall der freien Zellbildung ist nur dadurch von dem vorigen verschieden, dass das ganze Protoplasma der Mutterzelle in der Bildung von Tochterzellen aufgeht. Dies kommt z. B. vor bei der Bildung von Schwärmsporen vieler Algen und Phycomyceten, sobald eine Mehrzahl solcher Sporen in einer Mutterzelle entsteht. So zerfällt z. B. bei Achlya das ganze Protoplasma in dem keulig angeschwollenen Ende eines Schlauches, dem sogenannten Zoosporangium, in sehr zahlreiche kleine Portionen (Fig. 57 *A*), die erst nach ihrem Austritt aus dem Sporangium (*B*) sich völlig abrunden und sich mit einer dünnen Haut umkleiden (*a*), aus welcher sie aber bald wieder ausschlüpfen (*b*), um sich unter Schwärmbewegung zu entfernen (*c*).



Fig. 58. Embryonen im Embryosack von Allium Cepa, in Fächerung durch Zelltheilung begriffen. Die Zellen enthalten sehr große Zellkerne mit Kernkörperchen. Bei *I* enthält die kugelige Scheitelzelle *a* zwei Kerne, bei *II* hat sie sich bereits getheilt in *a'* und *a''*; ebenso ist die Zelle *c* in *I* in *c* und *c'* bei *II* zerfallen. Nach SACHS.

4. **Zelltheilung.** Nach diesem Typus vollzieht sich die Zellbildung in allen wachsenden vegetativen Organen. Was das Aeußerliche der Erscheinung anlangt, so müssen wir folgende zwei anscheinend sehr ungleiche Formen unterscheiden, die jedoch principiell eigentlich nicht verschieden und auch in der Natur durch viele Uebergänge verbunden sind.

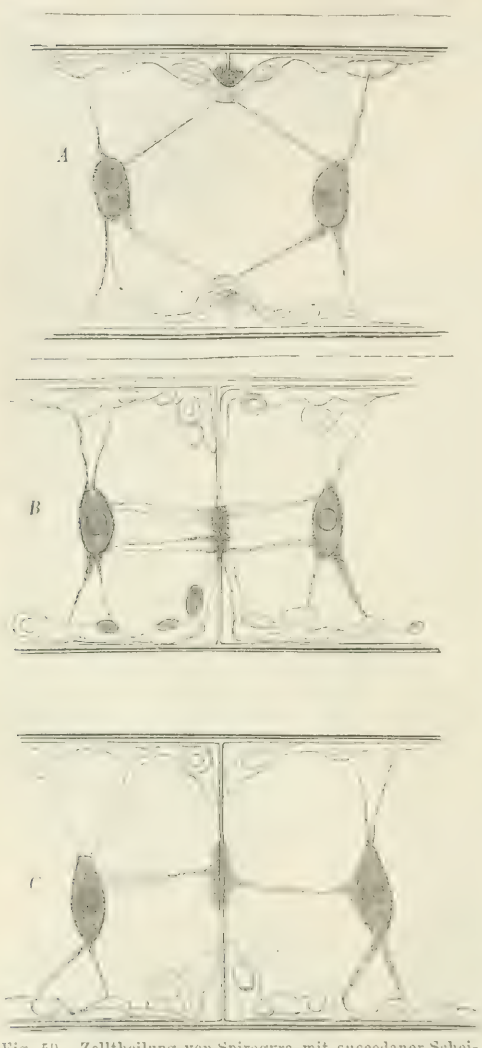


Fig. 59. Zelltheilung von Spirogyra mit succedaner Scheidewandbildung (vgl. die ganze Spirogyrazelle in Fig. 15). Die Zellen sind im optischen Durchschnitt an der Stelle gesehen, wo die Theilung und Scheidewandbildung erfolgt. Man sieht die beiden bereits fertigen Tochterkerne mit den Verbindungsfäden. Letztere gehen bei *A* nach dem Rande der Mutterzelle, wo die Scheidewand als ringförmige Lamelle sich zu bilden begonnen hat. Bei *B* ist dies fast bis zur Mitte fortgeschritten unter entsprechender Mitbewegung der Verbindungsfäden der Kerne. In *C* ist die Scheidewandbildung vollständig geworden. Nach Strasburger.

a. Fächerung der Mutterzelle in gleichwerthige Tochterzellen. Von den Pilzen und Algen an bis zu den Phanerogamen ist dieses die weitaus gewöhnlichste Art der Vermehrung der Zellen; die ganze Gewebebildung der höheren Pflanzen beruht fast ausschließlich auf ihr. Sie ist dadurch charakterisirt, dass die Mutterzelle fast ausnahmslos durch Zweitheilung sich in zwei gleichgroße Tochterzellen fächert; sie ändert also, um diese Zellen zu erzeugen, ihre Gestalt nicht und die beiden Tochterzellen sind die gleichen Hälften der Mutterzelle. Stets geht der Zelltheilung die Theilung des Kernes in der Mutterzelle voraus. Diesen Process haben wir schon oben bei Betrachtung des Zellkernes kennen gelernt (Fig. 13) und verfolgt bis zu dem Momente, wo zwischen den beiden Kernen die Scheidewand von Zellstoff ausgeschieden wird, welche die Mutterzelle in zwei Fächer, eben in die beiden Tochterzellen theilt. Diese Scheidewand entsteht in der Aequatorialebene der karyokinetischen Kernfigur. Es sind nämlich, wie wir dort gesehen haben, zwischen den beiden Tochterkernen Verbindungsfäden ausgespannt. In deren Mitte treten nun stets knötchenartige Verdickungen auf, welche in ihrer Gesammtheit die sogenannte Zellplatte bilden und genau an der Stelle sich befinden, an der später die Cellulosemembran auftritt. Die Elemente dieser Zellplatte scheinen aus Eiweißstoffen zu bestehen; man sieht sie zwar immer von einander getrennt, dennoch scheint sich aus dem umgebenden Protoplasma eine zusammenhängende Platte zu bilden, welche zunächst noch aus Protoplasmasubstanz besteht und aus der dann erst die Cellulosemembran hervorgeht.

Wie man sich das Letztere vorzustellen hat, ob eine directe Umwandlung der Elemente der Kernplatte in die hypothetischen Wiesner'schen Dermatosomen der Zellmembran anzunehmen ist, lässt sich dermalen durch die Beobachtung nicht entscheiden. Da nun in der Regel die Verbindungsfäden sich am Aequator nach allen Seiten hin bis zur Membran der Mutterzelle ausbreiten, so kann selbstverständlich die Scheidewand simultan entstehen. Dieses scheint denn auch in den vegetativen Geweben der höheren Gewächse der gewöhnliche Fall bei der Zelltheilung zu sein (Fig. 58, S. 97). Auf Schnitten durch Vegetationspunkte von Wurzeln und Stengeln sieht man mit einem Blick hunderte von Zellen, die sämmtlich in Theilung begriffen sind; dennoch sieht man die Scheidewand entweder noch nicht oder bereits in ihrer ganzen Ausdehnung vorhanden, niemals in halbfertiger Form; wüchse sie succedan von außen nach innen, so müssten sich halbfertige Scheidewände auffinden lassen. Mitunter mögen aber doch Fälle von succedaner Bildung der Scheidewand bei der Zelltheilung vorkommen. So beobachtete wenigstens Treub in den peripherischen Zellen der Samenknospen von Epipactis palustris, dass die in Theilung begriffenen Kerne sich der einen Seite der Mutterzelle nähern und die Verbindungsfäden sich zunächst auch nur auf dieser Seite der Mutterzelle anlegen, dass dementsprechend aber auch die Bildung der Zellmembran auf dieser Seite beginnt und allmählich nach der gegenüberliegenden fortschreitet, nachdem auch zuvor die beiden Kerne und die Verbindungsfäden sich eben dahin bewegt haben.



Fig. 60. *A* Verzweigte Pilzfäden (Myceliumfäden), die aus der gekeimten Spore *sp* hervorgegangen sind, von Penicillium glaucum, schwach vergrößert. *B* und *C* Pilzfäden verschiedener anderer Fadenpilze mit Zweigbildungen, stärker vergrößert; *h* die abgeschnittenen Enden der Pilzfäden, *s* die wachsenden Spitzen derselben, bei *r* Bildung von Zweigen aus dem Hauptfaden. *B* ein Faden mit kurzen, *C* ein solcher mit langen Gliederzellen.

Ein längst bekannter und leicht zu constatirender Fall succedaner Entstehung der Scheidewand kommt bei der Algengattung Spirogyra vor (Fig. 59, S. 98). In Folge der immer in einer und derselben Richtung erfolgenden Theilung sind die kurz cylindrischen Zellen dieser Algen zu langen Fäden verbunden und meistens setzen alle Zellen dieser Fäden in der gleichen Weise ihre Theilungen fort, was jedoch nur während der Nacht geschieht. Legt man diese Algenfäden nach Mitternacht in verdünnten Alkohol, so lassen sich die verschiedenen Theilungszustände später beobachten. Der in der Mitte der Zelle an Protoplasmafäden aufgehängte Zellkern bereitet auch hier durch seine Theilung den Zelltheilungsprocess vor. Nach Vollendung der Kerntheilung breiten sich die Verbindungsfäden ringsum bis zur Berührung mit der Seitenwand der Mutterzelle aus und erzeugen an dieser zunächst eine ringförmige Verdickung, die unter entsprechender Bewegung der Verbindungsfäden immer mehr nach innen fortschreitet. Es bildet sich also eine Einfaltung des Protoplasmaschlauches und eine in diese hineinwachsende Ringleiste von Zellstoff.

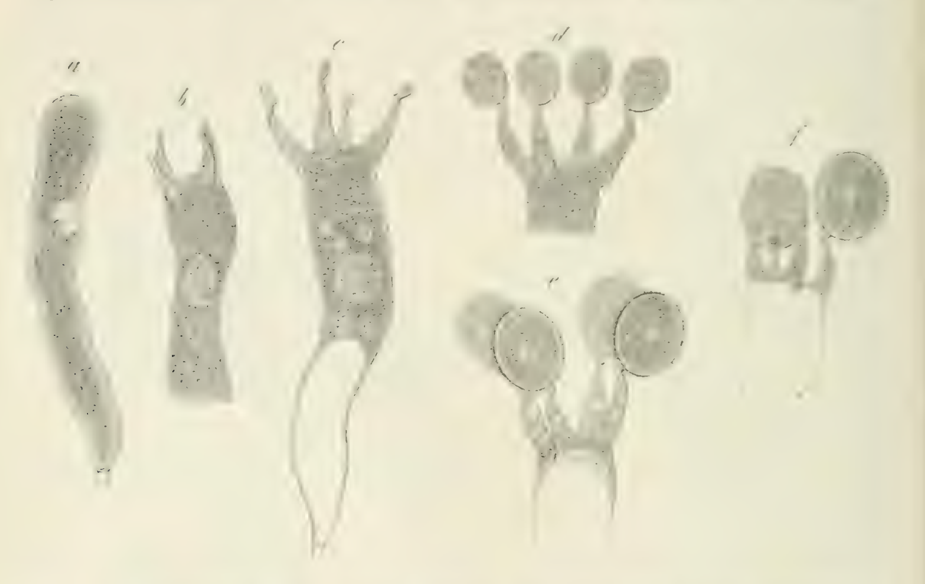


Fig. 61. Sporen-Abschnürung von Corticium amorphum. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *a* fast erwachsene Basidie mit Zellkern; bei *b* beginnt die Bildung der Sterigmen auf dem Scheitel der Basidie, bei *c* diejenige der Sporen auf den Sterigmen; *d* mit halbreifen, *e* mit reifen Sporen, bei *f* sind schon zwei Sporen abgefallen. 390fach vergrößert. Nach DE BARY.

Dieses führt endlich zur vollständigen Trennung der beiden Tochterzellen; die ringförmige Lamelle von Zellstoff ist zur Scheibe geworden; sie liegt jetzt zwischen den beiden neuen völlig geschlossenen Protoplasmasäcken als Scheidewand.

b. Sprossung und Abschnürung. Bei der Vermehrung der Hefezellen und der Pilz- und Algenfäden durch Verzweigung, sowie bei der Bildung derjenigen Fortpflanzungszellen der Pilze, welche man als durch Abschnürung erzeugte Sporen charakterisirt, wie die sogenannten Conidien und Basidiosporen, tritt uns die Zelltheilung in einer anderen äußeren Form entgegen. Hier wächst die Mutterzelle vor der Theilung an einem oder an mehreren Punkten in zunächst kleine Ausstülpungen aus, welche sich später durch Scheidewände als neue Zellen abgrenzen. Hier sind also die Tochterzellen nicht gleichwerthig: die eine der beiden Tochterzellen ist eigentlich der in seiner früheren Gestalt verbliebene Theil der Mutterzelle, die andere ist der von jener getriebene und abgegrenzte Auswuchs. Wenn der letztere sich durch Spitzenwachsthum wieder fadenförmig verlängert und der Mutterzelle gleich wird,

so haben wir den bei vegetativen Pilzfäden so verbreiteten Vorgang der Verzweigung derselben, wobei gewöhnlich die Zweige mit einander verbunden bleiben (Fig. 60, S. 99). Wenn aber die zunächst kleine warzenförmige Ausstülpung sich nur an ihrem freien Ende aufbläht und abrundet und dann ihr Wachsthum vorläufig beschließt, so haben wir den Vorgang, welcher bei der Vermehrung der Hefezellen und bei der Bildung der eben genannten Pilzsporen stattfindet: die durch Sprossung getriebene Tochterzelle stellt die junge Hefezelle (Fig. 2) beziehendlich die junge Spore dar (Fig. 61, S. 100). Anfangs hängt die Tochterzelle noch durch die Basis des ausgestülpten Theiles mit der Mutterzelle zusammen, die Inhalte beider sind durch einen engen dieses Stielchen durchsetzenden Canal verbunden. In letzterem tritt endlich eine Scheidewand auf, die sich in zwei Lamellen spaltet und so meistens eine Trennung der Hefezelle, beziehendlich der Spore von ihrer Mutterzelle bewirkt.

Literatur. H. v. Mohl, Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845. pag. 67, 84, 362, und Botanische Zeitg. 1844. pag. 273. — Schleiden in Müller's Archiv 1838. pag. 137. — Unger, Botanische Zeitg. 1844. pag. 489. — C. v. Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. I. 1844. pag. 34; III. IV. 1846. pag. 50 und Pflanzenphysiologische Untersuchungen, Heft I. — A. Braun, Verjüngung in der Natur. Freiburg 1850. pag. 129. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen über die Embryobildung der Kryptogamen und Coniferen. Leipzig 1851, und Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — De Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858. — Sachs, Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1874. pag. 8. — Außerdem die bezüglich des Zellkerns in § 3 angegebene Literatur.

Zweites Buch.

Lehre von den Geweben der Pflanze, Pflanzenanatomie.

§ 11. **Begriff der Gewebe.** Jede Verbindung einer Mehrzahl von Zellen wird als Zellgewebe bezeichnet. Bei einzelligen Pflanzen § 1 kann somit von Geweben keine Rede sein. Die Anatomie, insofern sie die Lehre von den Zellgeweben ist, hat es daher nur mit den vielzelligen Pflanzen, vorzugsweise mit den höheren Gewächsen zu thun, bei welchen zahllose einzelne Zellen am Aufbau des ganzen Pflanzenkörpers betheiligt sind. Zur schärferen Begriffsbestimmung dessen, was man ein Gewebe zu nennen habe, bietet uns aber die Natur noch ein weiteres Moment, es ist die Gleichartigkeit der mit einander verbundenen Zellen unter sich. Soweit als gleichartige Zellen mit einander im Zusammenhange stehen oder soweit wenigstens die überwiegende Mehrzahl der Zellen gleichen Charakter hat, lässt sich von einem bestimmten Gewebe reden. In der That finden wir auch in den Körpern der höheren Pflanzen verschiedenartige Zellencomplexe, deren jeder sich durch die Gleichartigkeit seiner Elemente charakterisirt und die sich von einander durch Verschiedenartigkeit der sie zusammensetzenden Zellen unterscheiden. Diese verschiedenen im Körper der Pflanze mit einander vereinigten Gewebe stellen sich dar in Form von Häuten oder Schalen, von Strängen oder Bändern und von Füllmasse im Innern des Pflanzenkörpers. Die Eigenartigkeit der Zellen eines Gewebes darf uns aber nicht bloß ein todter anatomischer Begriff sein: sie ist der Ausdruck der besonderen physiologischen Rolle, welche das betreffende Gewebe im lebendigen Pflanzenkörper spielt. Zur vollständigen und befriedigenden Erkenntniss des Wesens der Gewebe muss daher die Anatomie immer auch berücksichtigen, zu welchem Organe der Pflanze ein Gewebe gehört, und welche Function ihm hier übertragen ist. Gerade die Kenntniss der Function eines Gewebes lässt uns die Eigenartigkeit seiner Zellen, die sonst in ihrer Bedeutung unerkannt bliebe, in der Regel leicht als eine zweckentsprechende Einrichtung verstehen.

Die Entstehung eines Gewebes kann auf verschiedene Weise erfolgen. Die betreffenden Zellen können anfangs isolirt sein, nachträglich während ihres Wachsthums sich berühren und an den Berührungsflächen ihrer Wände so verschmelzen, dass die Grenzfläche zwischen

ihnen unkenntlich wird. Dieser Fall kommt eigentlich nur bei einigen Algen vor, wie bei Pediastrum (Fig. 62), Coelastrum und Hydrodictyon. Das grüne Protoplasma dieser Zellen zerfällt in eine größere Anzahl von Tochterzellen, welche innerhalb der Mutterzelle längere Zeit in wimmelnder Bewegung sind, zuletzt aber sich in einer Fläche (Pediastrum) oder in Form eines sackartigen Hohlnetzes (Hydrodictyon) anordnen und ein Gewebe bildend sich mit einander verbinden und gemeinsam fortwachsen. Unter den höheren Pflanzen zeigt sich etwas ähnliches z. B. im Embryosack der Phanerogamen, wo die durch freie Zellbildung entstandenen ersten Endospermzellen unter einander und mit der Haut des Embryosackes selbst verwachsen zu einem geschlossenen Gewebe, dem Endosperm, welches sich dann allerdings in gewöhnlicher Weise durch Zelltheilung weiter vergrößert.

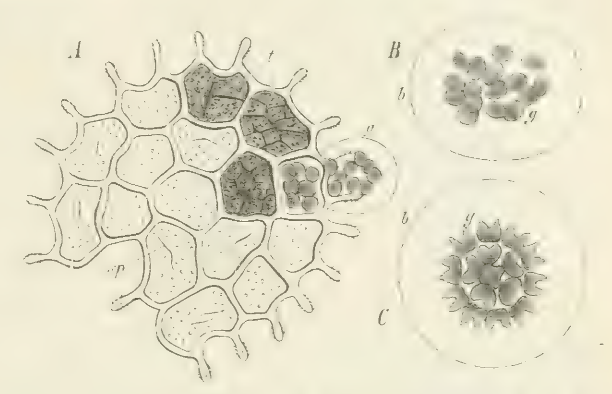


Fig. 62. Pediastrum granulatum. *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle mit den durch Theilung des Protoplasmas entstandenen grünen Tochterzellen hervor; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten der bereits entleerten Zellhäute. *B* die ganz ausgetretene innere Haut eine Zelle, stark erweitert (*b*), im Innern die in lebhaft wimmelnder Bewegung begriffenen Tochterzellen *g*. *C* dieselbe Zellfamilie $1^1/_2$ Stunde nach ihrer Geburt; die kleinen Zellen sind zur Ruhe gekommen und haben sich gewebeartig zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, zu einer solchen wie in *A* sich auszubilden. 400fach vergrößert. Nach A. Braun.

Bei den Pilzen und Flechten werden die Gewebe dadurch gebildet, dass aus Zellenreihen bestehende Fäden, die sogenannten Hyphen, durch Zweigbildung sich bedeutend vermehren. Diese meist äußerst große Zahl von Fäden steht unter sich in festem Zusammenhange, aber jeder Faden wächst für sich, vermehrt durch Theilung seine Zellenzahl und verzweigt sich immer weiter, indem die Fäden zwischen einander hingleiten oder sich mehr oder weniger mit einander verflechten. Dabei erfahren die verschiedenen Hyphen an bestimmten Stellen des ganzen Pilz- oder Flechtenkörpers eine übereinstimmende Ausbildung. So kommen Stränge, Flächen, körperliche Formen mannigfacher Art zu Stande, welche, ein gemeinsames Wachsthum zeigend, dennoch aus einzelnen individuell sich entwickelnden Elementargebilden bestehen. In einem solchen Gewebe unterscheidet man gewöhnlich die einzelnen Hyphen noch deutlich in ihrem Verlaufe; man bezeichnet es daher auch als H y p h e n g e w e b e (Fig. 63, S. 104). Die Verflechtung der Hyphen wird aber manchmal so dicht, und die Glieder der Hyphen sind dabei so kurz und weit, dass auf Quer- und Längsschnitten der Schein eines echten Parenchyms (s. unten)

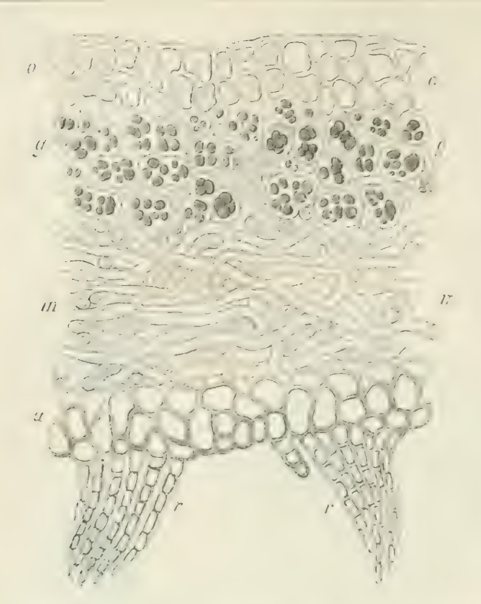


Fig. 63. Stück eines Querschnittes durch den Thallus von Sticta fuliginosa. In der Markschicht *m* sind die Hyphen zu einem lockeren Hyphengewebe verflochten, in der Rindenschicht der oberen Seite *o* und der Unterseite *u* bilden sie unter Erweiterung und Verkürzung ihrer Glieder ein Pseudoparenchym; *rr* die Rhizinen oder Haftfasern, welche in die Unterlage eindringen; *gg* die Gonidienschicht. 500fach vergrößert. Nach SACHS.

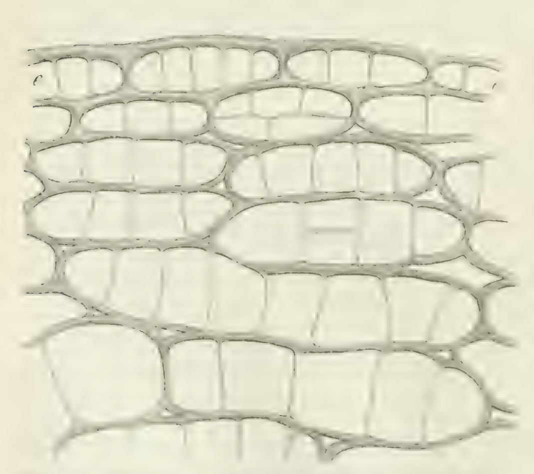


Fig. 64. Epidermis *e* und darunter liegendes Rindenparenchym des hypocotylen Gliedes von Helianthus annuus, welches sich nach der Keimung stark verdickt. Die dunkleren dickeren Zellwände sind die ursprünglichen, die dünneren radialen die neugebildeten. Es ist ein starkes tangentiales Wachsthum der Epidermis- und Rindenzellen erfolgt. Nach SACHS.

entsteht; ein solches Hyphengewebe nennt man Pseudoparenchym (Fig. 63).

Abgesehen von diesen beiden relativ seltenen Typen kommt die Gewebebildung im Pflanzenreiche immer dadurch zu Stande, dass die durch Zweitheilung aus Mutterzellen entstehenden Gewebezellen schon in Folge der Art der Scheidewandbildung (vgl. S. 98) von Anfang an im Zusammenhange stehen und bleiben. Wir können dies die Gewebebildung durch Fächerung nennen. Ein solches Gewebe lässt sich am treffendsten als durch fortgesetzte Kammerung einer einheitlich wachsenden Masse entstanden vorstellen (Fig. 64), etwa so wie man die Zimmer eines Hauses[1] durch Einziehen neuer Wände vermehren kann. Dabei geht aber der Process der Theilung und des Wachsens der Zelle Hand in Hand: eine Fächerung der Mutterzelle in zwei neue Zellen erfolgt in der Regel erst dann, wenn die aus der letzten Theilung hervorgegangenen Zellen ungefähr wieder die Größe ihrer Mutterzelle erreicht haben oder noch über diese Größe hinausgewachsen sind, so dass also mit der Fächerung der Zellen keine Verkleinerung, sondern oft sogar noch Vergrößerung derselben verbunden ist. Mit dieser Vorstellung hängt natürlich die andere zusammen, dass hier

die Zellen wegen der Gemeinsamkeit ihrer trennenden Wände unverrückbar wie Kammern eines Fachwerkes mit einander verbunden sind, und dass, wenn zuletzt Größenunterschiede zwischen den einzelnen Zellen eintreten, das nur dadurch hervorgebracht wird, dass die durch bedeutendere Größe ausgezeichneten Zellen eine geringere Anzahl von Theilungen erfahren. In der That sehen wir vielfach, dass zusammenhängende Zellen eines Gewebes, welche anfänglich gleich groß waren und sich immer durch Theilung in zwei gleiche Tochterzellen vermehrten, schließlich doch bedeutende Größenunterschiede unter einander zeigen. Während z. B. in dem Meristem der wachsenden Stengel- und Wurzelspitzen alle Zellen eine ungefähr isodiametrische Gestalt besitzen, haben in den genannten Organen im erwachsenen Zustande die Cambiumzellen und die von diesen sich ableitenden Bast- und Holzzellen eine sehr langgestreckte Gestalt, während Mark-, Rinde- und Epidermiszellen noch ungefähr isodiametrisch oder doch nur mäßig in die Länge gestreckt sind. Nun beruhen diese Größenunterschiede allerdings zum wesentlichen Theile auf dem soeben angedeuteten Umstande der ungleichen Häufigkeit von Theilungen. Allein es spielt vielfach auch ein anderer Vorgang mit, nämlich eine gewisse von den Nachbarzellen unabhängige selbständige Vergrößerung der Zelle, in Folge deren sie zwischen ihren Nachbarzellen hingleitet, also in ähnlicher, wenn auch schwächerer Weise wie es die Fäden eines Hyphengewebes thun. Sofort verständlich ist ein solches Wachsthum bei den bisweilen in parenchymatischen Geweben einzeln eingestreut vorkommenden dickwandigen Zellen, welche durch localisirtes Wachsthum armförmige Fortsätze bekommen haben, die sich zwischen die umgebenden Zellen eindrängen, wie in Fig. 31, S. 67. Durch ein solches mit dem Wachsen verbundenes Hingleiten der Zellen aneinander ist auch nur zu erklären die von mir aufgefundene Thatsache*), dass man die Cambiumzellen und die von ihnen abstammenden Holzzellen bis zu einem gewissen Alter eines Stammes von immer größerer Länge findet, verglichen mit der Länge der Holzzellen und Cambiumzellen desselben Stammes an gleicher Stelle im ersten Lebensjahre; denn sie stammen von den erstjährigen Cambiumzellen ab und doch war eine Verlängerung des ganzen Stammstückes seit jener Zeit nicht mehr möglich. Solcher Fälle gleitenden Wachsthums der Zellen in den Geweben der höheren Pflanzen hat neuerdings KRABBE**) noch weitere kennen gelehrt; er hat unter anderem gezeigt, dass auch die weiten Gefäße in dem jungen Splint nur dadurch entstehen können, dass die Cambiumzelle, welche sich in das Gefäß umwandelt, und welche anfänglich ihren Nachbarzellen gleich ist, indem sie sich erweitert, zwischen letzteren sich einschiebt und dieselben zur Seite drängt.

*) Ein Beitrag zur Kenntniss der Gefäßbündel. Botan. Zeitg. 1864. No. 22 und 51.

**) Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen. Berlin 1886.

§ 12. **Zusammenhang gewebeartig verbundener Zellen.** Da die Zellen, die zu einem Gewebe verbunden sind, in der Regel gar nicht, und nur in seltenen Fällen, aber auch dann nur schwierig sich von einander trennen lassen, so müssen sie durch ein Bindemittel verkittet sein. Worin dieses bei den nach dem ersten Typus, d. h. durch Verwachsung ursprünglich getrennter Zellen zu Stande kommenden Geweben besteht, ist noch unbekannt. Die Vereinigung der Häute auch dieser Zellen ist so innig, dass keine Grenzlinie mehr wahrzunehmen ist.



Fig. 65. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Schalenbildung; *m* die Mittellamellen, *i* ist überall die gesammte neben dieser liegende Hautsubstanz, die in *C* wieder aus zwei concentrischen Schalen besteht; *l* das Lumen der Zelle, aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Rindengewebe des Stammes von Lycopodium chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem Fibrovasalstrang eines Stengels von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus sylvestris, mit einem Markstrahl *st*. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

Auch die zu einem Gewebe verflochtenen Hyphen verwachsen, sobald sie nur in dauernde wirkliche Berührung mit einander treten, meist untrennbar mit einander, ohne dass auch hier das Bindemittel näher bekannt wäre.

Dagegen ist die Annahme eines besonderen nachträglich gebildeten Bindemittels unnöthig bei allen durch Fächerung gebildeten Geweben, weil, wie wir oben gesehen haben, die bei der Zelltheilung entstehende Scheidewand von Anfang an eine beiden Tochterzellen gemeinsame einfache Celluloselamelle darstellt. In der That erscheint denn auch die Haut zwischen zwei benachbarten Zellen aller hierher gehörigen Gewebe, so lange sie dünn ist, also besonders bei den jungen, aber auch an allen erwachsenen dünnwandigeren Zellen, auch bei den stärksten Vergrößerungen als einfache ganz homogene Zellstofflamelle. Auch dann, wenn die Zellmembranen sich stark verdicken und Schalenbildung zeigen, stellt die oben schon erwähnte sogenannte Mittellamelle die den Zellen gemeinsame Haut dar, in welcher die den einzelnen Zellen angehörigen Schalencomplexe gleichsam wie in einer gemeinsamen Grundsubstanz eingebettet sind (Fig. 65). Es berechtigt nichts zu der Annahme, dass eine ursprünglich doppelte, gespaltene Scheidewand bei den Gewebezellen existire. Wohl aber zwingen zahlreiche Erscheinungen anzunehmen, dass nachträglich unter gewissen Umständen leicht eine Spaltung der homogenen Scheidewand eintreten kann, dergestalt, dass jede der beiden Zellen die Hälfte der Haut behält. Einestheils erfordert

das gleitende Wachsthum von Gewebezellen eine solche Spaltung der gemeinsamen Scheidewand, anderentheils tritt dieselbe in sehr anschaulicher Weise in den zahlreichen Fällen ein, wo Zellen, die anfangs lückenlos mit einander verbunden waren, in Folge ungleichmäßigen Flächenwachsthums stellenweise sich von einander trennen, wie es allgemein bei der im Nachstehenden zu betrachtenden Bildung der Intercellularräume geschieht.

Nach Dippel ist übrigens die Spaltbarkeit der Mittellamelle, wenigstens bei den Bast- und Holzzellen, wo dieselbe durch ihre stärkere Lichtbrechung sehr scharf hervortritt, schon durch eine besondere innerste Schicht der Mittellamelle vorgebildet, welche aus einer Substanz von abweichendem Verhalten bestehen soll, und die er Mittelplatte oder Intercellularsubstanz nennt. Sie allein soll durch Unlöslichkeit in Schwefelsäure und Löslichkeit im Schulze'schen Macerationsgemisch, sowie durch optische Isotropie ausgezeichnet sein, während die beiden anderen Schichten der Mittellamelle im Wesentlichen wie der übrige Theil der Membran sich verhalten sollen.

Anfänglich hängen die Zellen der durch Fächerung entstehenden Gewebe ringsum lückenlos mit einander zusammen, wie uns jeder Blick auf die im Werden begriffenenGewebe dieser Art, auf die sogenannten Meristeme, überzeugt. Hier sind die Zellen von völlig ebenen Wänden begrenzt, die unter scharfen Winkeln zusammenstoßen. Bei dem weiteren Wachsen der Zellen tritt aber mehr oder weniger ein Streben zur Abrundung der polyedrischen Zellform ein: dadurch wird an den Kantenlinien, in welchen immer drei oder mehr benachbarte Zellen an einander grenzen, eine Spannung bewirkt, die sich dadurch ausgleicht, dass daselbst eine Spaltung im Innern der Hautsubstanz eintritt: es entsteht ein Riss, welcher als enger, dreiseitig prismatischer Raum mit concaven Seiten zwischen den aus einander weichenden Häuten je drei an einander grenzender Zellen sichtbar wird

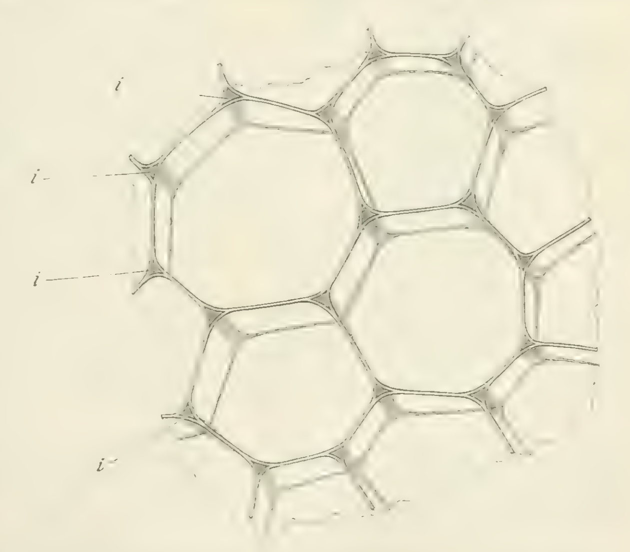


Fig. 66. Zellen aus dem Marke des Maisstengels, im Querschnitte, von polyedrischer Gestalt und derart mit einander verbunden, dass an den Ecken und Kanten lufterfüllte Lücken zwischen den Zellmembranen, die Intercellulargänge *i i i i* sich befinden.

und sich mit Gas füllt. Er stellt einen der so verbreiteten **Intercellulargänge** dar, welche ganz besonders den parenchymatischen Geweben in Wurzeln, Stengeln und Blättern in deren ausgebildetem Zustande eigen sind und in diesen Geweben ein continuirliches System von lufthaltigen engen Kanälen bilden. Sehr häufig behalten die Intercellulargänge die Form solcher engen Kanälchen; die Zellen bleiben dann also immer noch mit dem größten Theile ihrer Seitenflächen im Zusammenhange (Fig. 66, S. 107). Nicht selten wachsen aber die den Intercellulargang umgrenzenden Wandstücke lebhaft fort, wodurch dieser erweitert wird und zugleich die Zelle ihre Gestalt verändert; die letztere nimmt unregelmäßigen Umriss an oder kann endlich sogar sternförmig werden, indem die Zellen nur noch mit kleinen Flächenstücken einander berühren und weite luftführende Räume zwischen sich gebildet haben, wie wir dies besonders im Mark des Stengels von Juncus, sowie in dem sogenannten Schwammparenchym auf der Unterseite vieler Laubblätter finden. Noch mancherlei andere Configurationen können im Inneren der Gewebe durch die Spaltung der Scheidewände und durch das Wachsthum der nun getrennten Lamellen derselben herbeigeführt werden. So kann auch local mitten in der Wandfläche, wo keine andere Wand sie schneidet, eine Spaltung der homogenen Lamelle eintreten, wie z. B. in der Wurzelrinde von Sagittaria. Hier bleiben an der sich spaltenden Scheidewand nur rundliche Stellen ungespalten, und die getrennten Stücke wachsen lebhaft fort, wodurch schlauchartige Ausstülpungen der benachbarten Zellen entstehen, die in der Mitte noch die ungespaltenen ursprünglichen Hautstücke als Scheidewände besitzen und zwischen denen lufthaltige Intercellularräume sich befinden (Fig. 67). Noch viel größere luftführende Lücken im Gewebe entstehen bei den Wasser- und Sumpfpflanzen dadurch, dass die getrennten Hautstücke der Zellen nicht nur außerordentlich lebhaft fortwachsen, sondern dass zugleich Zelltheilungen eintreten, welche diese Wachsthumsrichtung rechtwinkelig schneiden, so dass das anfangs massive Zellgewebe in longitudinale und transversale einfache Zellschichten sich auflöst, welche große Lufträume umschließen. Man kann alle zwischen den Zellen eines Gewebes entstehenden Lücken als **Intercellularen** im Allgemeinen bezeichnen und pflegt sie je nach ihrer Form weiter zu unterscheiden in die oben schon benannten **Intercellulargänge**,

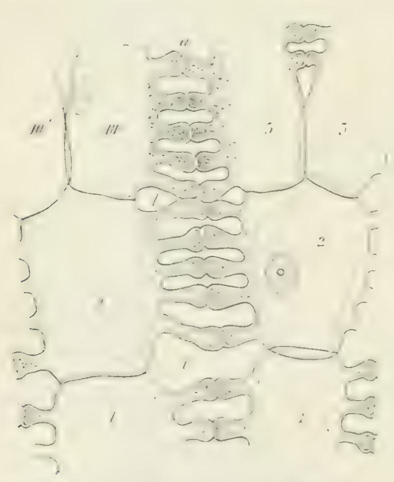


Fig. 67. Zwei radial verlaufende Zellreihen (*I*, *II*, *III* und *1*, *2*, *3*) des Rindenparenchyms der Wurzel von Sagittaria sagittifolia im Querschnitt. [illegible] die Ausstülpungen, *l* die Hohlräume zwischen diesen. 350fach vergrößert. Nach Sachs.

wenn sie nur relativ enge Zwischenräume an den Kanten der zusammenstoßenden Zellen darstellen, und in die Intercellularkanäle oder Intercellularräume, d. s. die weiten luftführenden Lücken im Gewebe der Wasserpflanzen (Fig. 68). Die luftführenden Intercellularen sind ausgekleidet mit einer sehr dünnen Lamelle einer Substanz, welche den Membranen der angrenzenden Zellen angehört und in ihren Reactionen sich der Intercellularsubstanz (Mittellamelle oder primären Membran) gleich verhält, was darauf hindeutet, dass bei der Entstehung der Intercellularen durch Auseinanderweichen von Zellen eine Spaltung der primären Membran erfolgt. Die größten leeren, d. h. lufthaltigen Binnenräume im Pflanzenkörper sind die Markhöhlen, welche in den Internodien der Halme und der hohlen Kräuterstengel sich finden. Auch hier ist das Mark in den jungen, noch ganz kurzen Internodien ein massives Gewebe, welches aber durch Spaltung in seiner Mitte frühzeitig zerreißt, weil es im Wachsthum sehr bald nachlässt und der Ausdehnung der umgebenden Gewebe nicht mit nachfolgt. Es kommen auch Intercellularen in den Geweben mancher Pflanzen vor, welche keine Luft, sondern eine secernirte Substanz enthalten, wie Gummi, ätherisches Oel, Harze, Gummiharze oder Milchsaft. Diese haben immer eigenthümliche Formen: bald sind es lange die Pflanzentheile durchziehende Kanäle, bald abgerundete drüsenartige Behälter. Wir werden sie unten noch besonders betrachten unter der Bezeichnung Secretbehälter. Hier sollten sie nur angeführt werden, weil auch sie unter den Begriff der Intercellularen, d. h. der Zwischenräume im Pflanzengewebe fallen. Auch die Entstehung der meisten dieser Secretbehälter erfolgt auf die gleiche Art wie die der luftführenden Intercellularen, d. h. durch Spaltung der Zellhäute, mit welchen ursprünglich die den Secretbehälter umgebenden Zellen verwachsen waren, und durch allmählich weiter fortschreitendes Auseinanderweichen dieser Zellen. Gewisse Secretbehälter entstehen dagegen, wie wir unten noch näher sehen werden, auf wesentlich andere Weise, nämlich dadurch, dass die Scheidewände, sowie die gesammte Membran



Fig. 68. Stück eines Querschnittes des Blattstieles von Nuphar advena; *i* grosse Intercellularräume, welche Luft enthalten, durch einfache Gewebeschichten begrenzt; *s s* sternförmige Idioblasten; *g* ein Fibrovasalstrang. Nach SACHS.

einer Anzahl benachbarter Zellen vollständig aufgelöst werden, und dass sich also hier durch Verschwinden ganzer Zellpartien Lücken im Gewebe bilden. Wir unterscheiden nach diesen beiden grundverschiedenen Entstehungsweisen die Intercellularen in schizogene, welche wie die luftführenden und die meisten secrethaltigen durch Spaltung und Auseinanderweichen der begrenzenden Membranen, und in lysigene, welche durch völlige Auflösung und Zerstörung von Zellen, die vorher an ihrer Stelle standen, gebildet werden.



Fig. 69. Stück eines Querschnittes des Blattes von Pinus pinaster; *h* Hälfte eines Harzkanales, links daneben chlorophyll-führende Parenchymzellen, deren Haut Einfaltungen *f* zeigt; *t* tüpfelähnliche Bildungen. Der Zellinhalt ist durch Glycerin contrahirt. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

Während es sich in allen bisher betrachteten Fällen doch immer nur um eine örtliche Spaltung der gemeinsamen Zellhäute handelt, wobei der Zusammenhang der Zellen im Gewebeverbande nicht vollständig gelöst wird, kommt besonders im Fleische mancher saftigen Früchte, z. B. bei den Schneebeeren (Symphoricarpus) im reifen Zustande, im Winter die Erscheinung vor, dass die Wände der anfangs allseitig verbundenen Gewebezellen sich überall in zwei Lamellen spalten unter Abrundung der Zellen, so dass eine völlige Trennung des Gewebes in isolirte Zellen eintritt und das Gewebe zu einem bloßen Zellhaufen wird.

In noch anderen Fällen folgt auf die partielle Spaltung der Scheidewand ein örtliches Wachsthum der beiden Lamellen oder nur einer derselben in der Weise, dass eine in den Zellraum hineinwachsende Einfaltung entsteht, wie es im Blattparenchym der Nadeln der Gattung Pinus vorkommt (Fig. 69).

Literatur. H. v. Mohl, Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845, pag. 341. — Die vegetabilische Zelle. pag. 196. — Wigand, Intercellularsubstanz und Cuticula. Braunschweig 1850. — Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin. 1856. I. pag. 108. — Frank, Ueber die Entstehung der Intercellularräume der Pflanzen. Beitr. zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868. — N. J. C. Müller, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 387. — Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. § 31. — Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. pag. 72. — De Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877. — Dippel, Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. X. pag. 181. und XI. pag. 125. — Schenck, Ueber die Auskleidung der Intercellulargänge. Berichte d. deutsch. bot. Ges. III. 1885. pag. 217.

§ 13. **Gewebearten.** Will man die Gewebe lediglich nach der äußeren Verschiedenheit der Zellen, aus denen sie bestehen, und nach derjenigen der Art, wie die Zellen vereinigt sind, unterscheiden, so kann man folgende Gewebearten annehmen: 1. Zellenreihe oder Zellenfaden

wenn gleichartige Zellen einzeln hinter einander in einer einzigen Richtung mit einander verbunden sind, wie es bei den Pilzhyphen und bei den Fadenalgen, sowie unter den höheren Pflanzen bei den Siebröhren und auch sonst zu finden ist. 2. Zellenschicht, wenn gleichartige Zellen nach zwei Raumrichtungen mit einander verbunden sind, also nach allen Richtungen einer Fläche, so dass die Dicke der ganzen Schicht überall nur von einer Zelle gebildet wird, wie es bei manchen Algen (wie Ulva, Prasiola, Coleochaete etc.), bei den Blättern der meisten Moose und unter den höheren Pflanzen z. B. bei der Epidermis, bei der Endodermis etc. vorkommt. 3. Gewebemassen, wenn zahlreiche Zellen nach allen drei Raumdimensionen mit einander im Zusammenhange stehen. Beispiele hierfür sind die meisten großen Pilzkörper, das Grundgewebe der höheren Pflanzen, wie besonders das Mark der Stengel und das Fruchtfleisch der saftigen Früchte, ebenso das Holz der Bäume etc. Innerhalb von Gewebemassen kommen häufig noch mancherlei Differenzirungen von Geweben vor. Der häufigste Fall ist der, dass strangförmige Anordnungen von eigenartigen Zellen innerhalb eines Grundgewebes verlaufen, in der Regel der Längsausdehnung des Pflanzentheiles folgend. Man kann solche faden- oder bandförmige Gewebemassen, die sich von einer Zellreihe dadurch unterscheiden, dass sie auf dem Querschnitte aus zahlreichen Zellen bestehen, generell als Gewebestränge bezeichnen. Die Bastbündel, sowie die Fibrovasalstränge in Wurzeln, Stengeln, Blättern und anderen Organen der höheren Pflanzen fallen unter diesen Begriff. Uebrigens ist aber eine Gewebemasse oft in sich nicht gleichartig; so sind z. B. gewöhnlich die Gewebestränge wieder in verschiedener Weise differenzirt, wie dies besonders bei den Fibrovasalsträngen der Fall ist; auch kann das Grundgewebe wieder aus verschiedenen Gewebecomplexen zusammengesetzt sein. Solche in sich wieder verschiedenartig differenzirte Gewebemassen können als Gewebesysteme bezeichnet werden. Nicht selten kommt es auch vor, dass in einem aus unter sich gleichartigen Zellen bestehenden Gewebe eine einzelne Zelle für sich eine andere Beschaffenheit annimmt, als die sie umgebenden, indem sie durch Form oder Inhalt von ihnen abweicht, wie z. B. die oben betrachteten Zellen mit den Cystolithen, mit Raphiden etc. Solche besonders ausgezeichnete Zellen werden Idioblasten genannt. Wenn statt eines Idioblasten eine ganze Gruppe solcher eigenartiger Zellen innerhalb eines Gewebes auftritt, so redet man von Zellengruppen oder Zellennestern; dahin gehören z. B. die Steinzellengruppen im weichen Fleisch der Birne. — Schon die ältere Pflanzenanatomie unterschied die Gewebemassen der höheren Pflanzen auch nach der Gestalt und nach der Zusammenlagerung der Zellen. Man versteht unter Prosenchym eine Zusammenlagerung von engen gestreckten, an beiden Enden zugespitzten, also spindel- oder faserförmigen, meist dickwandigen Zellen, deren Enden so zwischen einander eingekeilt sind, dass keine Intercellulargänge übrig bleiben, wie es besonders der Bast und die faserförmigen Elemente des Holzes zeigen. Parenchym dagegen nennt man ein Gewebe, dessen Zellen weitlichtig und im

Allgemeinen isodiametrisch, nämlich vorwiegend rundlich oder polyedrisch, auch wohl sternförmig mehrarmig sind und sich immer mit breiten Flächen berühren, in der Regel auch Intercellularräume zwischen sich lassen und die, auch wenn sie in gestreckten Organen gewöhnlich parallel der Axe gestreckt sind doch oben und unten quer abgestutzt und mit breiten Querwänden einander angelagert sind, wie wir es namentlich im Grundgewebe Mark und Rinde der meisten Stengel, Wurzeln, im Fruchtfleisch etc. beobachten. 4. Zellfusionen. Unter diesen Begriff fallen Verbindungen von Zellen, welche eigentlich schon nicht mehr den Charakter eines Gewebes haben, sondern wo die Zellen ihre gewebeartige Verbindung, in welcher sie sich anfangs befanden, bis zur völligen Verschmelzung ihrer Inhalte steigern, indem die sie trennenden Scheidewände ganz oder theilweise aufgelöst werden. Auf diese Weise bilden fadenförmige Aggregate unter sich communicirender Zellen wirkliche Röhren, welche im fertigen Zustande entweder Luft führen, wie die Holzgefäße oder Tracheen, oder welche mit Saft erfüllt sind, wie die Siebröhren und die Milchsaftgefäße, die alle erst weiter unten näher betrachtet werden sollen. Es ist klar, dass diese Gebilde nicht mehr als eigentliche Gewebe gelten können, dass sie aber ebensowenig dem Begriffe einer einfachen Zelle entsprechen. Rein anatomisch betrachtet ist daher der generelle Begriff Zellfusionen für dieselben angemessen. Erst im physiologischen Sinne werden wir sie als bedeutsame Organe von klar ausgeprägtem Charakter kennen lernen.

Eine befriedigendere Darstellung der Pflanzenanatomie gewinnen wir nur, wenn wir die Gewebearten nach ihren physiologischen Leistungen unterscheiden. Wir stellen in dieser Beziehung folgende sechs Hauptarten von Geweben auf, in welchen sich thatsächlich sämmtliche anatomische Formelemente, die in den höheren Pflanzen vorkommen, unterbringen lassen.

1. Die Meristeme oder Theilungsgewebe, welchen nur die einzige Aufgabe zufällt, für die Neubildung von Pflanzentheilen und von Geweben zu sorgen, und welche daher aus lauter in Vermehrung durch Theilung begriffenen Zellen bestehen.

2. Die Hautgewebe, d. s. bei allen aus einer körperlichen Gewebemasse bestehenden Pflanzentheilen die oberflächlichen Zellschichten, welche vermöge ihrer besonderen Eigenschaften die verschiedenen Aufgaben erfüllen, welche an die hautartigen Umhüllungen der Pflanzentheile geknüpft sind.

3. Das Wasserleitungssystem (Fibrovasalstränge), die Pflanzentheile durchziehende Gewebestränge, in welchen die Gefäße und gefäßartigen Zellen liegen, welche dazu eingerichtet sind, das Wasser von den Aufsaugungspunkten aus durch den Pflanzenkörper hindurch zu leiten, und mit denen immer noch andere Elemente vergesellschaftet sind, welche theils bei der Functionirung der Gefäße unentbehrliche Dienste leisten, theils für die Weiterbildung des Gefäßtheiles einen bestimmten Zweck haben, zum Theil auch zur Festigung dienen.

4. Das Grundgewebe, die nach Abzug des Hautgewebes und der Fibrovasalstränge übrig bleibende Gewebemasse, welche in der Regel aus Parenchym besteht und in welcher sich hauptsächlich die verschiedenartigen Stoffbildungs-Vorgänge abspielen. Je nach der Art der letzteren könnte man hier wieder vorzüglich folgende Gewebearten unterscheiden: Stoffleitungsgewebe, deren Zellen als diosmotisch wirksame Apparate eingerichtet sind und die Fortleitung wasserlöslicher Stoffe auf dem Wege der Diosmose vermitteln; b. Speichergewebe, deren Zellen als Aufspeicherungsräume für wichtige Pflanzenstoffe, die zu späterer Zeit wieder verwerthet werden sollen, während gewisser Perioden des Lebens gebraucht werden. Indessen kann ein und dasselbe Gewebe oft mehreren dieser Functionen gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten vorstehen; c. Assimilationsgewebe, in dessen Zellen hauptsächlich die Verarbeitung der rohen Nährstoffe, wie z. B. der Kohlensäure und des Wassers zu organischen Verbindungen stattfindet.

Uebrigens sind auch manche Schichten des Grundgewebes als mechanisches Gewebe (No. 6) ausgebildet.

5. Das Secretionssystem, wozu verschiedenartige anatomische Elemente, nämlich bald Idioblasten, bald Zellfusionen, bald auch Intercellularräume benutzt werden, die aber alle darin übereinstimmen, dass in ihnen bestimmte secernirte, d. h. dauernd aus dem Stoffwechsel ausgeschiedene Pflanzenstoffe niedergelegt werden.

6. Die mechanischen Gewebe oder Festigungsgewebe, d. s. diejenigen Gewebestränge und Gewebemassen, welche aus harten, dickwandigen, fest zusammengekitteten Zellen bestehen und daher die Festigkeit eines Pflanzentheiles, d. h. seine Widerstandsfähigkeit gegen Druck, Biegung und Zerrung bewirken oder auch nur bestimmten anderen Geweben zur schützenden Umscheidung dienen.

Zu dieser Eintheilung ist zu bemerken, dass in einigen Fällen allerdings ein und dasselbe Gewebe gleichzeitig mehreren physiologischen Aufgaben dienen kann. So werden wir z. B. in dem Collenchym ein Gewebe kennen lernen, welches für Stoffverkehr und für Festigung zugleich bestimmt ist; in den Tracheiden Elemente, welche neben der Wasserleitung zugleich auch für Festigung zu sorgen haben. Ja es wird naturgemäß ein und dasselbe Gewebe je nach dem Pflanzenorgane, dem es angehört, zu verschiedenen Leistungen herangezogen werden müssen, wie z. B. die Hautgewebe, welche an den Saugwurzeln und an den untergetauchten Organen der Wasserpflanzen zur Aufsaugung der tropfbarflüssigen Nahrung bestimmt sind, während sie an den in der Luft befindlichen Pflanzentheilen die Regulirung der Verdunstung und zugleich die Aufnahme gasförmiger Nährstoffe zu besorgen haben. Auch kommen oft in einem Gewebesysteme Verknüpfungen von physiologisch ungleichartigen Geweben vor, wie besonders in den Fibrovasalsträngen, wo Elemente, die der Wasserleitung dienen, meist mit solchen, die zur Festigung bestimmt, wohl auch mit einem Speichergewebe combinirt sind. Trotz alledem ist die Darstellung der Anatomie nach dem physiologischen

Charakter der Gewebe sehr wohl durchführbar und hat jedenfalls den Vorzug, dass sie uns ein Verständniss der Eigenartigkeit der anatomischen Formen im Hinblick auf den durch sie erreichten Zweck verschafft. Wir werden daher im Folgenden die Pflanzengewebe nach der vorstehenden Eintheilung behandeln.

§ 11. **Die Meristeme** oder **Theilungsgewebe.** Bei den meisten Pflanzen, welche aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt sind, findet Wachsthum und Neubildung von Organen nur im Zustande des Embryos an allen Punkten des Körpers gleichmäßig statt; späterhin ist es auf bestimmte Stellen des Körpers beschränkt. Die Morphologie nennt diese Stellen im Allgemeinen die Vegetationspunkte. Dieselben befinden sich z. B. bei den Wurzeln an deren äußersten Spitzen. Auch bei den Stengeln liegen sie sehr häufig am Scheitel derselben; dort sehen wir nicht bloß den Stengel in steter Fortbildung begriffen, sondern auch immer neue Blätter an der jungen Stengelspitze entstehen in Form von kleinen Höckern, die allmählich immer größer und der Blattform immer ähnlicher werden. Man redet in allen diesen Fällen von endständigen oder terminalen Vegetationspunkten. Nicht selten erreichen aber Blätter oder Stengelglieder ihre definitive Größe durch einen an ihrer Basis liegenden Vegetationspunkt, d. h. das basale Stück des Organes ist das in andauerndem Wachsthum begriffene, während die übrigen Theile nicht mehr sich verlängern, und die Spitze des Organes der älteste Theil ist. Dieses sind die basalen oder intercalaren Vegetationszonen. Die Lage dieser Vegetationspunkte an den Pflanzenorganen aufzusuchen ist Sache der Morphologie. Für die Anatomie interessirt aber, dass alle Embryonen und sämmtliche Vegetationspunkte durch eine ganz bestimmte und überall gleiche Gewebebildung charakterisirt sind, durch welche sie sich auffallend von den erwachsenen Partien der nämlichen Pflanzentheile unterscheiden. Die Embryonen und alle Vegetationspunkte bestehen ganz und gar aus einem gleichförmigen Gewebe, dessen Zellen relativ klein, dünnwandig und glattwandig, protoplasmareich und mit Zellkernen, sonst aber mit keinerlei geformten Einschlüssen versehen und sämmtlich theilungsfähig sind. Die Fähigkeit dieser Zellen durch Theilung lebhaft sich zu vermehren ist in eben dieser ihrer Beschaffenheit begründet und dieses erscheint auch als die einzige Function, deren dieses Gewebe fähig, zu welcher es aber auch bestimmt ist. Denn damit an den Vegetationspunkten die Verjüngung des Pflanzenkörpers erfolgen könne, muss eben hier ein Herd von Zellenbildung liegen, weil in den erwachsenen Theilen eines Pflanzenorganes sich lauter Zellen befinden, welche ihre verschiedenartige definitive Ausbildung bereits erlangt haben und einer Vermehrung oder eines weiteren Wachsthums im Allgemeinen nicht mehr fähig sind. Man kann das in Rede stehende Gewebe als embryonales Gewebe oder mit Nägeli treffend als Meristem oder Theilungsgewebe bezeichnen. Wegen seiner Zelltheilungsfähigkeit tritt es zugleich in einen Gegensatz zu allen übrigen Geweben, die man deshalb in diesem Sinne

auch unter der gemeinsamen Bezeichnung Dauergewebe zusammenfasst, weil in ihnen die Zellen ihre definitive und dauernd bleibende verschiedenartige Beschaffenheit angenommen haben, in welchem Zustande sie im Allgemeinen auch einer weiteren Vermehrung unfähig sind. Aus dem eben Gesagten ergiebt sich zugleich, dass alle Zellen der Dauergewebe aus Meristem hervorgegangen sind und einstmals die Beschaffenheit von Meristemzellen gehabt haben. Die Meristemzellen behalten eben nicht dauernd ihren Zustand bei, es findet an allen Vegetationspunkten in der Richtung nach rückwärts ein allmählicher Uebergang des Meristems in die Dauergewebe statt, dergestalt, dass man an einem und demselben Durchschnitte an verschiedenen Zellen diejenigen verschiedenen Stadien vor sich hat, welche eine und dieselbe Zelle nach und nach durchläuft bei ihrer Umwandlung in Dauergewebezellen. Ist die Pflanze überhaupt einfach gebaut, wie die Algen, Characeen und Moose, so sind auch die aus dem Meristem hervorgehenden Zellen unter sich nur wenig verschieden. Gehört die Pflanze einem höheren Typus an, wie die Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, so entstehen aus dem gleichförmigen indifferenten Meristem weiter rückwärts vom fortwachsenden Stengel- oder Wurzelscheitel zunächst Gewebeschichten von etwas verschiedenem Charakter, innerhalb deren dann durch weitere Ausbildung ihrer Zellen (noch weiter vom Meristem entfernt) endlich die verschiedenen Zellformen des Hautgewebes, Grundgewebes, des mechanischen und des Leitungs-Systemes entstehen. Diese Differenzirung macht sich so allmählich und in den verschiedenen Schichten des Gewebes zu so ungleicher Zeit geltend, dass dadurch jede bestimmte Begrenzung des Meristems nach rückwärts vom Stengel- oder Wurzelscheitel hin unmöglich wird. — Während nun bei dem fortschreitenden Wachsthum am Ende der Sprosse und der Wurzeln die weiter rückwärts liegenden Partien des Meristems sich in Dauergewebe umwandeln, regenerirt sich das Meristem immer wieder eben durch die Entstehung neuer Zellen, welche durch seine eigenen Zelltheilungen dicht am Scheitel des Organes vor sich geht. Bei Organen, die lange Zeit an ihrer Spitze fortbildungsfähig bleiben, wie bei den meisten Stengeln und Wurzeln, erhält sich ebenso lange ein aus Meristem bestehender Vegetationspunkt. Bei solchen Organen dagegen, deren Wachsthum bald erlischt, wie bei den meisten Blättern und Früchten, geht schließlich das Meristem, aus welchem diese Organe in ihrem Jugendzustande allein bestehen, ganz und gar in Dauergewebe über. Man kann das Meristem der Embryonen und der Vegetationspunkte genauer auch als Urmeristem bezeichnen, weil aus ihm alle die verschiedenen Gewebe sich ableiten. Damit unterscheiden wir es von dem sogenannten Folgemeristem. Es wandelt sich nämlich das Urmeristem nicht immer in lauter Dauergewebe um, sondern bleibt oft zwischen den differenzirten Formen des Dauergewebes noch in einer dünnen Schicht erhalten, oder es können gewisse Zellen eines Dauergewebes nachträglich wieder meristematischen Charakter annehmen; es bilden sich dadurch Schichten, welche durch ihre zellenbildende Thätigkeit auch für spätere Zeiten die

Erzeugung neuen Dauergewebes neben dem schon vorhandenen veranlassen. Solches Folgemeristem finden wir bei Stamm- und Wurzelorganen in dem Verdickungsringe, im Cambium, sowie in dem Phellogen oder Korkcambium, auch als Verdickungsring in fleischigen Früchten. Von diesen Folgemeristemen wird erst unten bei Betrachtung derjenigen Dauergewebe, denen sie den Ursprung geben, näher die Rede sein.

A. Die Entstehung und Regeneration des Urmeristems der terminalen Vegetationspunkte geht von den am Scheitel des Vegetationspunktes liegenden Zellen aus. In der Art und Weise, wie dies geschieht, spricht sich bei den einzelnen Pflanzen eine für dieselben constante Gesetzmäßigkeit aus. Es treten darin zwei extreme Fälle, die allerdings durch Uebergänge vermittelt sind, hervor. In dem einen Falle, der sich bei den Stengeln aller Algen, Moose und vieler Gefäßkryptogamen, sowie bei den Wurzeln der letzteren findet, also hauptsächlich die Kryptogamen charakterisirt, lassen sich sämmtliche Zellen des Urmeristems ihrer Abstammung nach auf eine einzige Urmutterzelle zurückführen, welche, meist durch hervorragende Größe ausgezeichnet, genau im Scheitel des Vegetationspunktes liegt und als Scheitelzelle oder Initiale bezeichnet wird. Der andere Fall, welcher bei den Wurzeln und Stengeln fast aller Phanerogamen und nur bei einigen Kryptogamen anzutreffen ist, lässt eine Scheitelzelle von dieser Bedeutung, d. h. als Urmutterzelle aller Zellen des Urmeristems nicht erkennen; vielmehr pflegen sich hier ganze Schichten des Urmeristems, die ihrerseits die Erzeuger der verschiedenen Dauergewebe sind, für sich gesondert am Vegetationsscheitel weiter zu bilden. Es sind also Urmeristeme mit und solche ohne Scheitelzelle zu unterscheiden.

1. Urmeristeme mit Scheitelzelle. Wo sie vorhanden ist, macht sich die Scheitelzelle in der Längsansicht beziehendlich im Längsschnitte des Vegetationspunktes, desgleichen auch in der Scheitelansicht des letzteren von oben durch eine hervorragendere Größe und wohl auch durch eine besondere Gestalt unter den übrigen Meristemzellen bemerklich. Die Bildung des Urmeristems aus der Scheitelzelle kann nun, wie wir gleich näher sehen werden, in verschiedener Weise eingeleitet werden. Allgemein zutreffend aber ist, dass die Scheitelzelle in regelmäßigen Wiederholungen in je zwei ungleiche Tochterzellen sich theilt. Eine der beiden Tochterzellen ist von vornherein der Mutterzelle ähnlich und nimmt den Scheitel ein; sie wird alsbald durch Wachsthum der früheren Scheitelzelle auch an Größe gleich und theilt sich dann abermals u. s. f. Obgleich also die jedesmal vorhandene Scheitelzelle nur die eine Tochterzelle der vorhergehenden Scheitelzelle ist, so kommt es doch im Grunde auf dasselbe hinaus, dass man die Scheitelzelle als gleichsam immer dieselbe bleibend annimmt. Die andere Tochterzelle erscheint dagegen gleich anfangs als ein von der Scheitelzelle hinten oder seitwärts abgeschnittenes Stück und wird daher Segment genannt. Dadurch ist auch die Unter-

scheidung bestimmter Wände des letzteren gegeben. Jedes Segment besitzt zwei Wände, die ursprünglich Theilungswände der Scheitelzelle waren und gewöhnlich einander parallel sind, die ältere ist der Basis, die jüngere der Spitze des Organes zugekehrt; sie werden die Hauptwände des Segments genannt. Ein anderes Wandstück des Segmentes ist ein Theil der Außenwand der Scheitelzelle und wird als Außenwand bezeichnet. Durch successive Aneinanderreihung von Segmenten und gewöhnlich auch durch weitere in den letzteren stattfindende Zelltheilungen baut sich nun das Meristem auf. Aber in der Art, wie die Scheitelzelle segmentirt wird und die Segmente sich weiter verhalten, lassen sich verschiedene Typen unterscheiden, die wir im Nachstehenden kennen lernen werden.

Der einfachste Fall ist der, dass das von der Scheitelzelle gebildete Segment ungetheilt bleibt; alsdann erscheint das ganze Gewebe, welches aus der Scheitelzelle hervorgeht, in Form eines einfachen Zellenfadens, wie bei den Pilzfäden und bei vielen Algen.

Gewöhnlich aber theilt sich das Segment wieder in zwei Zellen und letztere zerfallen ihrerseits wieder in zwei, was sich dann meist mehrfach wiederholt, so dass aus einem Segment immer ein mehr oder minder vielzelliges Gewebestück hervorgeht; solche Gewebestücke zusammen bilden das Urmeristem. Der einfachste hierher gehörige Fall ist der, wo die Scheitelzelle einreihig segmentirt wird, d. h. immer nur durch parallele Querwände in einfacher Reihe übereinander liegende Segmente bildet, wie es Fig. 70 an einem Thalluszweig der Alge Stypocaulon zeigt. Die sehr große Scheitelzelle *s* wächst hier in gerader Richtung fort und wird über ihrer Basis durch Querwände *Ia*, *Ib* getheilt. So entstehen die in einer Reihe übereinander liegenden Segmente; jedes dieser letzteren theilt sich dann wieder durch eine Querwand, die wir in *IIa*, *IIb* erkennen. In diesen Gliederzellen erfolgen dann weitere Theilungen durch Längswände, später auch durch weitere Querwände, wodurch zahlreiche kleine Zellen entstehen, die wir weiter rückwärts vom Scheitel erkennen und aus denen sich der ganze Thalluszweig aufbaut. In der gleichen

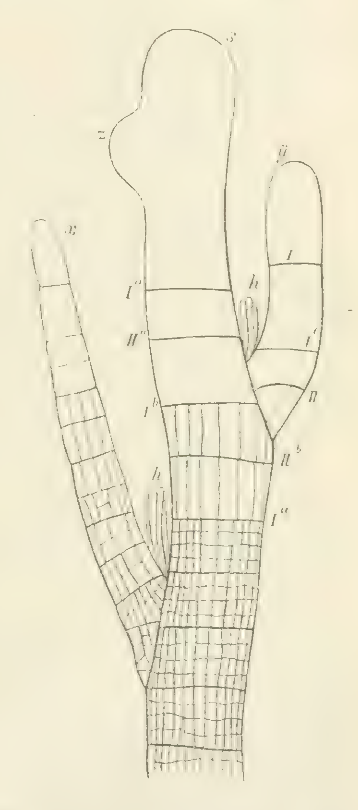


Fig. 70. Ein Ast des Thallus von Stypocaulon scoparium mit zwei Zweigen *x* und *y* und der Anlage eines dritten Zweiges *z*. Sämmtliche Linien bedeuten Zellwände. Nach GEYLER.

Weise wachsen die Zweige x und y, welche hier ursprünglich als seitliche Ausstülpungen der Scheitelzelle entstehen.

Beispiele zweiseitig segmentirter Scheitelzellen finden sich bei vielen flachen Organen, also bei Blättern und flachen Sprossachsen, wie sie bei manchen Algen, Lebermoosen und manchen Gefäßkryptogamen vorkommen. Fig. 71 zeigt diesen Fall an dem jungen Blatte des Farnkrautes Ceratopteris. Wir sehen die Scheitelzelle S durch successive nach rechts und links schief gestellte Theilungswände sich segmentiren. Daraus entstehen also zwei Reihen von Segmenten, aus deren weiterem Wachsthum und entsprechenden Zelltheilungen das gesammte Gewebe des Blattes hervorgeht. In unserer Figur bedeuten die dick ausgezogenen Linien die älter gewordenen Wände der Segmente; man bemerkt von der Scheitelzelle rückwärts gehend die Flächenstücke der Segmente ihrem Alter entsprechend größer geworden und zugleich durch immer zahlreichere verschieden orientirte Zellwände gefächert; bei L wölbt sich ein seitlicher Blattlappen hervor, der zweien verschiedenen Segmenten angehört.

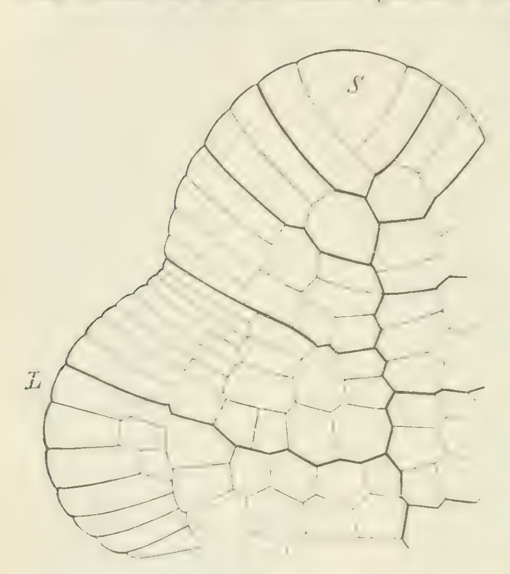


Fig 71. Junges Blatt von Ceratopteris. S die Scheitelzelle, L Anlage eines Seitenabschnittes des Blattes. Nach Kny.

Dreiseitig segmentirte Scheitelzellen kommen an Vegetationspunkten von kreisrundem Querschnitt und aufrechtem Wuchs vor. Als Beispiel hierfür kann der Stammscheitel der Equiseten gelten (Fig. 72, S. 119). Hier finden wir am Scheitel des Vegetationspunktes eine ziemlich große Scheitelzelle, welche nach drei Seiten hin Segmente absondert. Man kann dies allerdings mit Bestimmtheit nur dann erkennen, wenn man die Scheitelzelle von oben her betrachtet, wie in B, während im Längsschnitt gesehen, wie in A, die Scheitelzelle einen ganz ähnlichen Anblick darbietet, wie die vorhin betrachtete zweireihig segmentirte. Aus der Betrachtung des Längsschnittes A und der oberen Ansicht der Scheitelzelle in B ergiebt sich, dass hier die Scheitelzelle die Gestalt einer umgekehrten dreiseitigen Pyramide mit sphärisch gewölbter, nach oben gekehrter Grundfläche besitzt. Die drei schief nach unten und innen convergirenden Wände stellen zugleich die oberen Hauptwände der jüngsten Segmente dar und sind von verschiedenem Alter: eine ist immer die älteste, eine ist jünger, und die dritte die jüngste. Wie man sich mit Hülfe der Figuren B und

C, welche die Segmente im Grundriss und nach ihrer Entstehungsfolge mit *I*, *II*, *III* etc. numerirt darstellen, leicht klar machen kann, tritt in der Scheitelzelle die nächste Theilungswand immer parallel der ältesten ihrer drei Hauptwände auf. Es wird also jedesmal ein Segment gebildet, welches von zwei dreiseitigen Hauptwänden, einer gewölbten

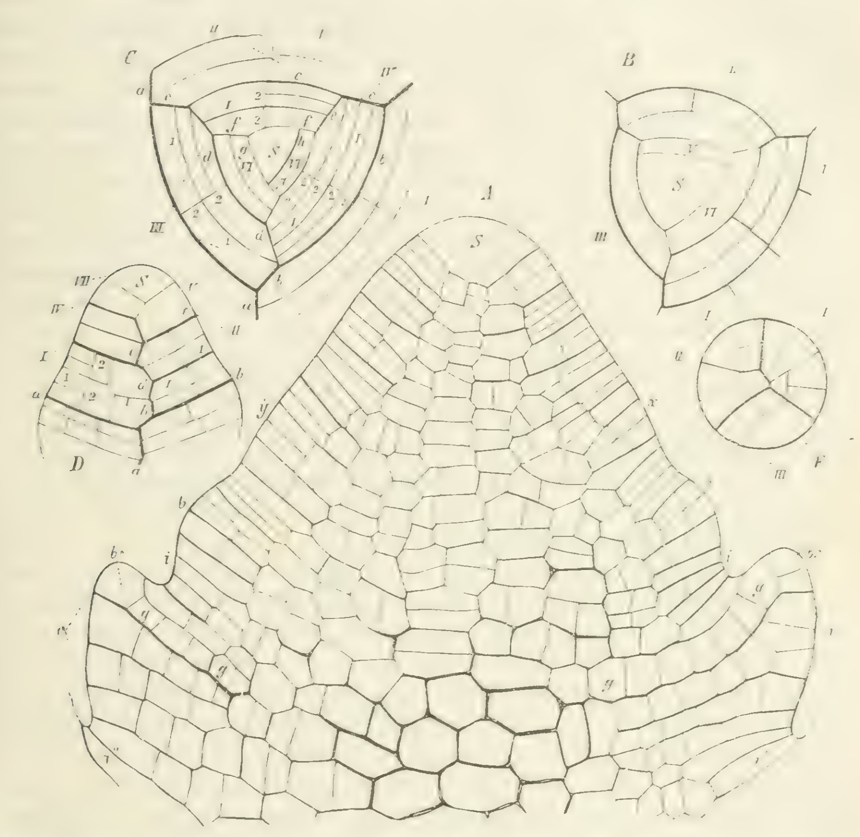


Fig. 72. Scheitelregion des Stammes von Equisetum; *A* Längsschnitt einer sehr kräftigen Stengelknospe von Equisetum Telmateja im September; *B* Ansicht des Scheitels von oben. Nach SACHS. — *C*, *D*, *E* Stammscheitel von E. arvense nach CRAMER. *C* schematischer Grundriss der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente; *D* Außenansicht einer schmächtigen Stammspitze; *E* Querschnitt durch diese bei *I* in *D* geführt. — In allen Figuren bedeutet *S* die Scheitelzelle, *I*, *II*, *III* etc. die Segmente derselben; *1*, *2*, *3* etc. die Theilungswände in den Segmenten in der Entstehungsfolge; in *A* sind *x*, *y*, *b*, *bs* die jüngsten Blattanlagen. 550fach vergrößert.

Außenwand und zwei ungefähr oblongen Seitenwänden begrenzt ist. Die Segmente folgen sich also ihrer Entstehung nach etwa wie die Stufen einer Wendeltreppe: jedes liegt einer Hauptwand der Scheitelzelle an, und in dieser Weise wiederholen sich die Theilungen. Da jedes der Segmente ein Drittel des Umganges der Wendeltreppe einnimmt, so kommen sämmtliche Segmente in drei der Längsachse des Vegetationspunktes parallele Reihen zu liegen. Verfolgt man sie nach ihren

Ordnungszahlen, so erhält man eine aufsteigende Schraubenlinie, weil jedes Segment höher liegt, wie aus Fig. *D* ersichtlich, wo jedoch nur zwei Segmentreihen von außen zu sehen sind. In den Segmenten erfolgen nun weitere Zelltheilungen: zuerst tritt eine den Hauptwänden parallele Halbirungswand auf, die in *C* und *D* mit *1* bezeichnet ist. In beiden Segmenthälften verlaufen nun die weiteren Theilungen in gleicher Weise: jede wird zunächst durch eine Längswand in *C* mit *2* bezeichnet in zwei neben einander liegende Zellen getheilt, so dass nun der Querschnitt des Vegetationspunktes aus sechs Zellen besteht, deren Wände in der Querschnittsfigur *E* sichtbar sind. Die Sextantenzellen zerfallen nun weiterhin durch Längswände in eine äußere größere und eine innere kleinere Zelle, wie besonders aus der Querschnittsansicht in *E* erhellt: diese Zelltheilungen leiten bereits die Bildung späterer Gewebeschichten ein, die sich aus dem Urmeristem bilden, nämlich einer inneren Schicht, in welcher durch weitere Theilungen mehr isodiametrische Zellen gebildet werden, aus denen das später zerreißende Mark hervorgeht, und einer äußeren Schicht, in welcher anfangs die Theilungen parallel den Hauptwänden und in radialer Längsrichtung vorwalten, und aus welcher so allmählich Epidermis, Rinde und Fibrovasalstränge ihren Ursprung nehmen. Aus der äußeren Gewebeschicht leiten sich auch die seitlichen Glieder des Equiseterstengels ab, indem, wie Fig. *A* zeigt, daraus auch die zuerst als Protuberanzen auftretenden Blattanlagen *x*, *y*, *b*, *bs* hervorgehen. Doch gehört die weitere Verfolgung der Entstehung dieser Glieder in die Morphologie.

Die Thätigkeit einer dreiseitig segmentirten Scheitelzelle kann nun noch eine weitere Complication erfahren dadurch, dass die Scheitelzelle noch andere Segmente erzeugt, aus denen sich eine Wurzelhaube aufbaut. Dieser Fall findet sich bei den meisten Kryptogamenwurzeln. Für alle Wurzeln ist es charakteristisch, dass ihr Vegetationspunkt von einer Wurzelhaube bedeckt ist. Diese leitet überall ihre Entstehung ebenfalls aus dem Meristem der Wurzelspitze ab, und bei solchen Wurzeln, welche eine Scheitelzelle besitzen, stammen, [wie Nägeli und Leitgeb gezeigt haben, sämmtliche Wurzelhaubenzellen von dieser ab. Zur Erläuterung dieses Falles dient uns die in Fig. 73, S. 121 dargestellte Scheitelregion einer Farnwurzel. Die Scheitelzelle gleicht derjenigen des Stammes von Equisetum und vieler anderer Kryptogamenstämme, insofern als sie eine dreiseitig pyramidale Gestalt mit sphärischer Grundfläche besitzt, wie aus der Vergleichung des Längsschnittes *A* mit dem Querschnitte *B* hinreichend erkennbar ist. Auch hier entstehen durch successive Theilungen der Scheitelzelle drei gerade Reihen von Segmenten, *I*, *II*, *III* etc.; auch hier beschreiben die auf einander folgenden Segmente eine Spirale. Als neu kommt aber hier hinzu, dass die Scheitelzelle außer diesen zum Aufbau des Wurzelkörpers dienenden Segmenten auch noch solche erzeugt, aus welchen die Wurzelhaube sich bildet. Diese werden durch Querwände von der Scheitelzelle so abgeschnitten, dass sie die letztere nach außen wie eine Kappe bedecken, weshalb diese Segmente als

Kappenzellen bezeichnet werden. Diese Zelltheilungen scheinen oft so zu erfolgen, dass jedesmal, wenn drei Segmente für den Wurzelkörper gebildet worden sind, eine neue Kappenzelle entsteht. Aus der letzteren geht nun die Wurzelhaube dadurch hervor, dass dieselbe rasch in die Breite wächst und sich auf einander folgend durch zwei rechtwinklig sich schneidende Längswände in vier Quadrantenzellen theilt, in denen dann noch weitere Längstheilungen erfolgen, wie aus unserer Figur *A* ersichtlich ist. Der Aufbau des Meristems des Wurzelkörpers aus der Scheitelzelle wird durch Figur *B* dargestellt. Er weicht von den Vorgängen im Equisetenstamme insofern ab, als zuerst in den Segmenten eine radiale Längswand auftritt, wodurch wieder der Querschnitt in sechs Zellen getheilt wird. Jede Sextantenzelle zerfällt dann durch eine der Wurzeloberfläche parallele Wand in eine Außen- und Innenzelle, wodurch der Vegetationspunkt sechs Außen- und sechs Innenzellen erhält. Unser Längsschnitt *A* zeigt die betreffende Wand durch die dicker ausgeführten

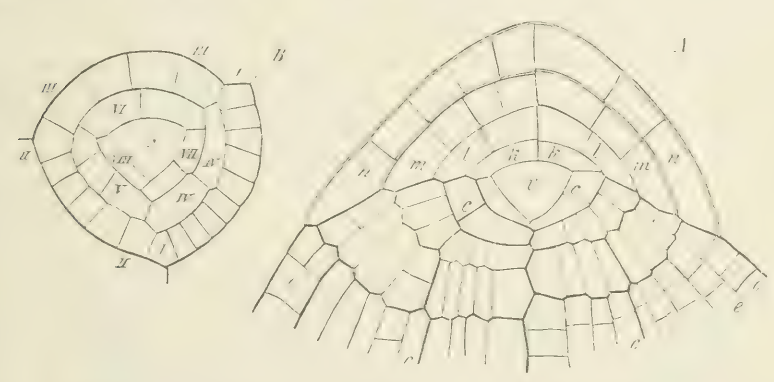


Fig. 73. Scheitelregion von Farnwurzeln; *A* Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Pteris hastata; *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle und die umliegenden Segmente der Wurzel von Aspidium filix femina. Nach Nägeli und Leitgeb.

Linien bei *c c*; man erkennt, dass in den Außen- wie Innenzellen weitere Theilungen erfolgen und dass der Wurzelkörper dadurch in eine äußere peripherische Gewebeschicht und in einen inneren dicken Strang zerlegt wird, welche ihre Entstehung aus jener Theilung durch die Wand *c* herleiten.

Aus dem peripherischen Gewebe entwickeln sich weiterhin die Epidermis und die Rinde, aus dem centralen Strange aber der Procambiumcylinder der Wurzel, in welchem die Gefäßstränge entstehen. Es haben also hier die äußeren und inneren Gewebemassen des Meristems bezüglich der daraus hervorgehenden Dauergewebe eine andere Bedeutung als wie im Equisetenstamme.

2. Urmeristeme ohne Scheitelzelle. Bei den Wurzeln und Stengeln der Phanerogamen und der Lycopodiaceen kann es als gewöhnliche Regel gelten, dass das Urmeristem durch keine Scheitelzelle in dem Sinne, wie wir sie im Vorausgehenden kennen gelernt haben, erzeugt

wird. Die Scheitelregion der wachsenden Sprosse und Wurzeln besteht hier aus einem Urmeristem, welches im Verhältniss zum Umfange des ganzen Vegetationspunktes sehr kleine und sehr zahlreiche Zellen aufweist, unter denen keine einzelne durch besondere Gestalt oder Größe sich als Scheitelzelle herausfinden lässt. Zwar zeigt bei manchen Sprossen die Scheitelzelle von oben gesehen eine Anordnung der oberflächlichen Zellreihen, welche auf eine am Scheitel liegende etwas größere Zelle als auf ihre gemeinsame Urmutterzelle hinzuweisen scheint. Allein dann ist es eben nur die oberflächliche Zellschicht, welche höchstens eine solche Ableitung zulässt; aber es ist durchaus unmöglich, auch die innere Gewebemasse des Meristems auf diese Zelle genetisch zu beziehen, worauf ja gerade der Begriff der Scheitelzelle als der einzigen Erzeugerin sämmtlicher Zellen des Urmeristems beruht. Vielmehr führt eine genauere Betrachtung der Längsdurchschnitte durch solche Vegetationspunkte, wie es zuerst SANIO und HANSTEIN erkannt haben, zu der Ueberzeugung, dass hier gewisse Schichtungen des Urmeristems in einer von einander gesonderten selbständigen Weiterbildung begriffen sind, so dass man also mehrere *Scheitelzellgruppen* oder *Initialgruppen* annehmen muss. Sowie bei den Kryptogamen durch die ersten Theilungen der Scheitelzelle Schichtungen des Urmeristems vorbereitet werden, welche weiter rückwärts vom Scheitel in die verschiedenen Dauergewebe übergehen, so lassen sich auch hier einzelne Schichten im Meristem als Anlagen der Hautgewebe der Rinde, der Fibrovasalstränge und des Markes und beziehendlich der Wurzelhaube erkennen, nur mit dem Unterschiede, dass diese Schichten nicht in einer gemeinsamen Scheitelzelle zusammenlaufen, sondern schon primär am Scheitel des Organes als disparate, neben einander existirende und aus sich selbst sich regenerirende Elemente vorhanden sind. Somit geben gewisse Meristemzonen gewissen Gewebearten den Ursprung. Aber auch hier ist keineswegs eine constante Abstammung bestimmter Gewebearten aus immer bestimmten Meristemzonen zu finden. Freilich entspricht bei einer großen Anzahl von Wurzeln, sowie von Stengeln jede der einzelnen Meristemschichten einem bestimmten Dauergewebe. Aber es sind auch bereits sehr viele Ausnahmen bekannt, so dass wir die verschiedenen Fälle der Gliederung hier besonders zu betrachten haben.

a. Für die *Angiospermen-Stengel* gilt allgemein die durch unsere Fig. 74, S. 123 dargestellte Gliederung des Urmeristems. Die äußere den Vegetationspunkt sammt seinem Scheitel überziehende Zellschicht ist die unmittelbare Fortsetzung der Epidermis, welche die weiter rückwärts liegenden älteren Theile umkleidet; sie stellt also den embryonalen Zustand der Epidermis dar und wird *Dermatogen* genannt. Sie ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr ausschließlich Zelltheilungen senkrecht zur Oberfläche stattfinden; nur in den verhältnissmäßig wenigen Fällen, wo die Epidermis mehrschichtig wird, treten später auch tangential gerichtete Theilungswände auf. Jedenfalls giebt also das Dermatogen einzig und allein der Epidermis den Ursprung. Unterhalb des Dermatogens finden sich gewöhnlich ein oder mehrere (in unserer Figur fünf) Schichten, die ebenso continuirlich den Scheitel überspannen und rückwärts in die primäre Rinde sich fortsetzen, also das Entstehungsgewebe der letzteren darstellen; sie werden deshalb als *Periblem*

bezeichnet. Umschlossen und überwölbt von dem Periblem findet sich ein nach oben stumpf conisch verjüngter, manchmal nur in eine einzige Zelle endigender Gewebekern, das Plerom. Aus diesem gehen das Mark und die das Mark umgebenden oder durchziehenden Fibrovasalstränge hervor; und wo kein Mark, sondern nur ein axiler Fibrovasalcylinder vorhanden ist, wie in vielen Wurzeln und in einigen Sprossen, da geht das ganze Plerom in einen Procambiumcylinder über, aus welchem dann der Fibrovasalcylinder sich entwickelt. Diese drei Meristemzonen sind bei dem Längenwachsthum des Stengelendes, gesondert bleibend, gleichmäßig betheiligt; jede wird stets erneuert durch die Theilungen in der Zellgruppe, welche ihre Scheitelregion bildet.

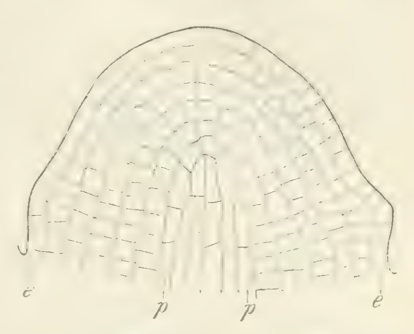


Fig. 74. Längsschnitt durch den Stengelscheitel von Hippuris vulgaris; unten rechts und links die beiden ersten Blattanlagen soeben sichtbar werdend; *e e* das Dermatogen, *p p* das Plerom, die zwischenliegenden Zellschichten bilden das Periblem. 225fach vergrößert. Nach de Bary.

b. An den Angiospermen-Wurzeln kommt zu dem den Körper aufbauenden Meristem noch eins hinzu, welches, weil es der Wurzelhaube den Ursprung giebt, als Kalyptrogen bezeichnet wird. Von den durch Janczewski bekannt gewordenen vier verschiedenen Meristemgliederungen der Angiospermen-Wurzeln betrachten wir zuerst diejenige, welche jedenfalls für die Mehrzahl der Dicotylen zutrifft. Hier stammt, wie schon Hanstein und Reinke beobachtet haben, die Wurzelhaube vom Dermatogen ab, d. h. Kalyptrogen und Dermatogen gehen aus einer gemeinsamen Initialschicht hervor. In unserer

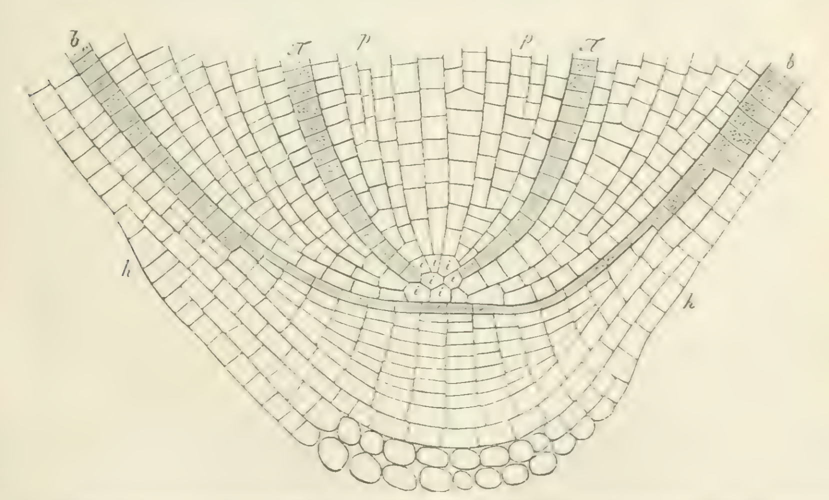


Fig. 75. Längsschnitt durch den Scheitel einer Keimwurzel von Helianthus annuus; *h h* die Wurzelhaube; die dunkelgehaltene Zellschicht *b b* ist das Dermatogen; *p p* das Plerom, dessen äußere dunkele Schicht *π π* das Pericambium; zwischen *π* und *b* liegt das Periblem; bei *i i* die Initialen des Pleroms und Periblems. Nach Reinke.

Figur 75 sehen wir die den Scheitel der Wurzel überziehende Partie des Dermatogens periodisch auch durch tangential gerichtete Wände sich theilen, also eine Spaltung der Dermatogenzellen in eine äußere und eine innere Zellschicht eintreten, deren äußere eine vielzellige Kappe darstellt und der Wurzelhaube den Ursprung

giebt, während die innere Dermatogen verbleibt, bis eine abermalige Spaltung der Schicht die Bildung einer neuen Kappe bewirkt. Auf diese Weise kommt auch hier eine Wurzelhaube zu Stande, die aus vielen Zellschichten besteht, deren äußere die ältesten sind und später allmählich abgestoßen werden in dem Maße, als die Abspaltungen aus dem Dermatogen für stete Regeneration der Wurzelhaube sorgen. Von dem Dermatogen bedeckt sind wiederum Periblem und Pleromstrang zu unterscheiden, beide scharf von einander abgegrenzt, ersteres am Scheitel nur aus einer einzigen oder aus zwei Schichten bestehend.

c. Ein zweiter Typus der Angiospermen-Wurzel, bei Papilionaceen und Cucurbitaceen beobachtet (Fig. 76), zeigt eine quer über den Vegetationspunkt gehende

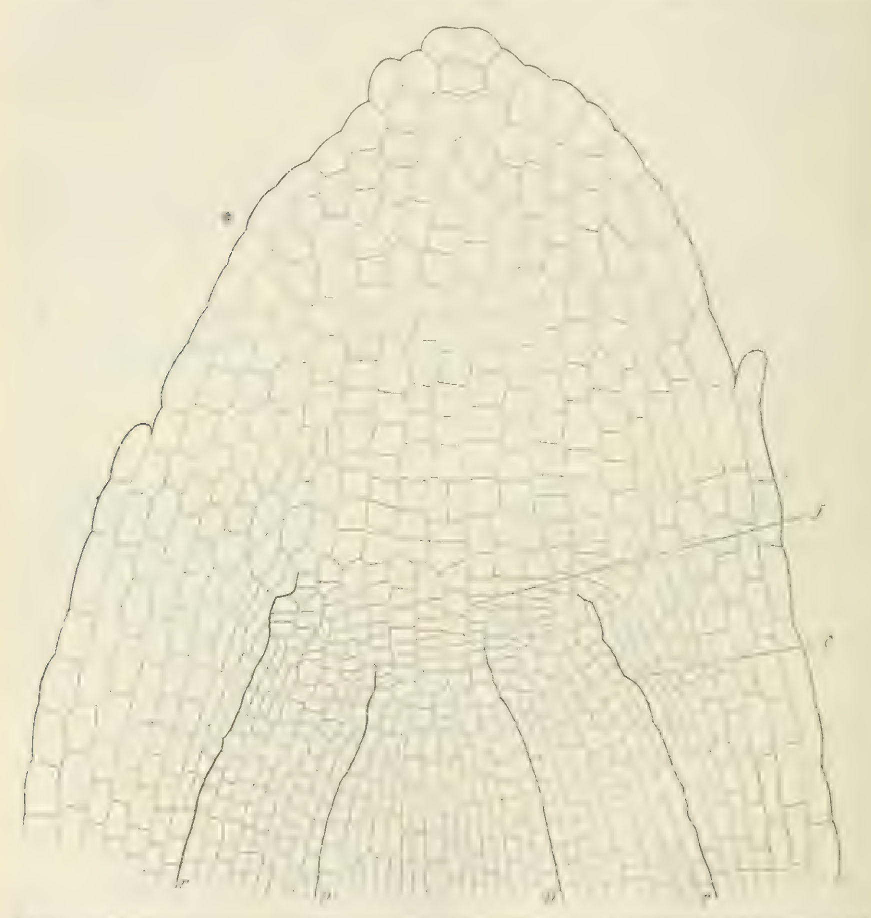


Fig. 76. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Pisum sativum; *p—p* Plerom; *p—r* Periblem; *J* die gemeinsame quere Initialzone, *c* ihre seitliche Fortsetzung. 210fach vergrößert. Nach JANCZEWSKI.

gemeinsame Initialzone, welche gegen den Wurzelkörper hin ein Plerom und ein vielschichtiges Periblem erzeugt und zugleich nach der Haube hin Zellen für deren Mitteltheil abscheidet. Ein Dermatogen, welches zugleich nach Art des vorigen Typus Zellen für die Randpartien der Wurzelhaube abspaltet, zieht sich von dem initialen Meristemstreifen ein Stück weit über die angrenzende Außenfläche des Periblems rückwärts.

d. Eine selbständige Kalyptrogenschicht sowie ein abgegrenzter Pleromstrang, und zwischen beiden eine gemeinsame Initialgruppe, aus welcher sich dicht hinter dem Wurzelscheitel Periblem und Dermatogen differenziren (Fig. 77), charakterisirt nach JANCZEWSKI die Mehrzahl der Monokotylen-Wurzeln, ist jedoch auch bei Nuphar, Nymphaea und Victoria von VAN TIEGHEM gefunden worden. Indessen sollen

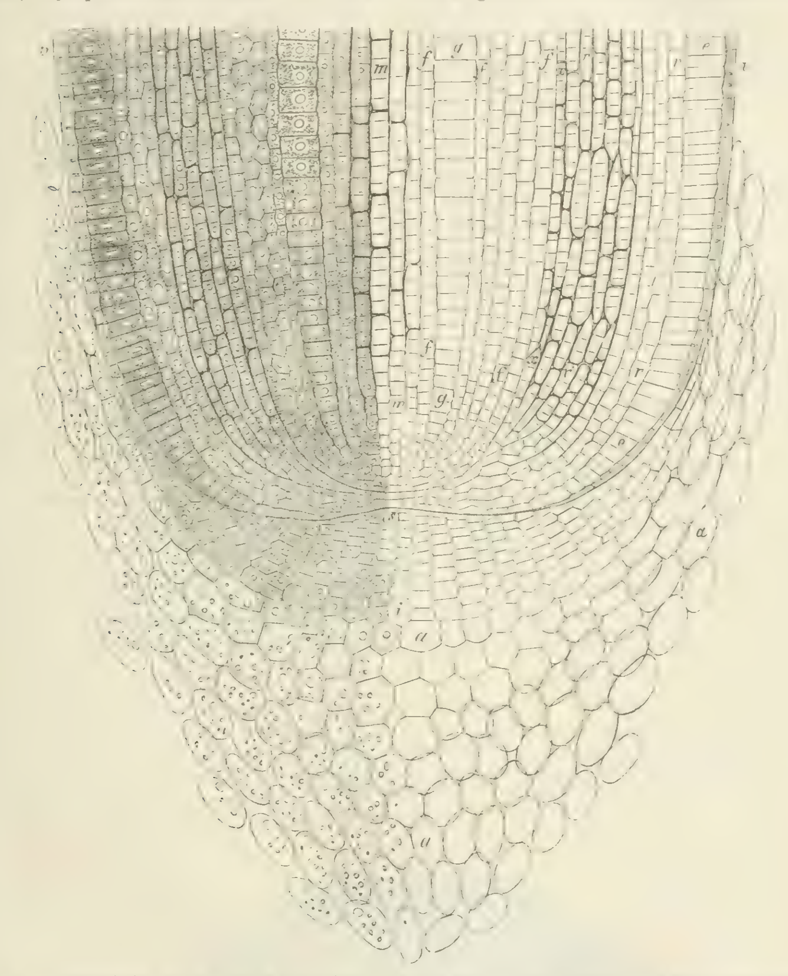


Fig. 77. Längsschnitt durch eine Wurzelspitze von Zea Mais; *s* der Scheitel; *a a* äußere ältere Kappe der Wurzelhaube, *i i* innere jüngere Kappe, bei *s* aus einer Kalyptrogenschicht entspringend; *m g f* Plerom, aus *m* wird Mark, aus *g* Gefäß-, aus *f f* Holzelemente; *x r* die Rinde, durch lufthaltige Intercellulargänge ausgezeichnet, aus dem Periblem am Scheitel entstehend; *e e* die Epidermis, welche am Scheitel in das Dermatogen sich fortsetzt, wo letzteres mit dem Periblem zu einer gemeinsamen Initialgruppe verschmilzt. In der linken Hälfte der Figur sind die Zellinhalte ausgeführt, in der rechten weggelassen. Nach SACHS.

nach TREUB viele Monocotylen kein distinctes Kalyptrogen, sondern für Haube, Dermatogen und Periblem eine meist zweischichtige Initialgruppe haben.

e. Alle vier Meristeme gesondert, nämlich ein Plerom, ein Periblem, ein Dermatogen und eine selbständige Kalyptrogenschicht, welche jedoch in der Haubenbildung bald erlischt, sind bei den Monocotylen Hydrocharis und Pistia und bei den Lycopodiaceen gefunden worden.

f. Die Gymnospermen-Wurzel zeigt eine vom Angiospermentypus wesentlich abweichende Meristemgliederung. Wie unsere Figur 78 verdeutlicht, unterscheidet man nur einen scharf abgegrenzten Pleromcylinder. Dieser ist überwölbt von zahlreichen Meristemschichten, aus welchen sowohl das Periblem als auch nach außen Wurzelhaubenzellen hervorgehen, so dass weder kalyptrogene noch dermatogene Schichten zu unterscheiden sind, sondern das äußerste Periblem als Haube fungirt.

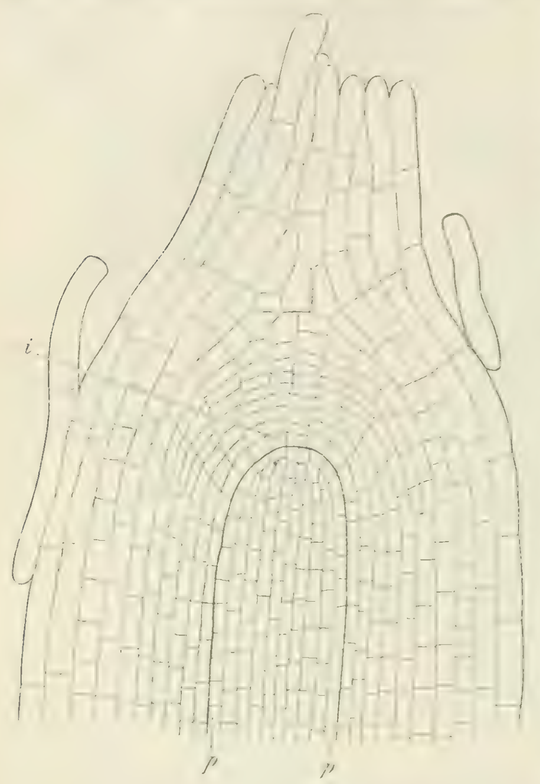


Fig. 78. Längsschnitt durch die Spitze einer Seitenwurzel von Juniperus Oxycedrus; *p—p* Plerom, umgeben von Periblemschichten, deren äußerste die Haube darstellt; *i* die Gegend, wo die Periblem- und Plerom-Initialen liegen. 190fach vergrößert. Nach DE BARY.

g. Für die Stämme vieler Gymnospermen und der Isoëten ist charakteristisch, dass im äußersten Scheitel des Vegetationspunktes eine Sonderung von Dermatogen, Periblem und Plerom nicht besteht, sondern eine gemeinsame Initialgruppe vorhanden ist, welche erst in einiger Entfernung unter dem Scheitel in jene Schichten sich sondert. Indessen kommt doch oft schon bei den Gymnospermen wenigstens eine distincte Dermatogenschicht auf dem Stammscheitel vor (Fig. 79).

h. Die Lycopodiaceenstämme besitzen auf ihrem Scheitel eine gemeinsame Meristemschicht, aus welcher sich erst durch Theilungen

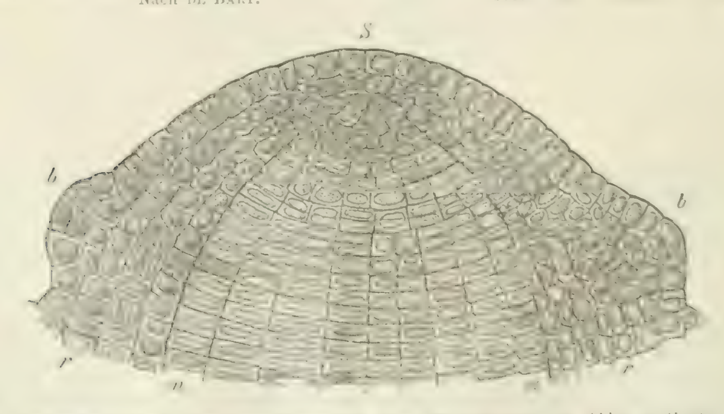


Fig. 79. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe von Abies pectinata. — *s* der Scheitel des Vegetationspunktes mit einer distincten Dermatogenschicht; *r* das Periblem, *n* das Plerom; *b b* jüngste Blätter. 200fach vergrößert. Nach SACHS.

parallel zur Oberfläche Dermatogen und Periblem differenziren. Unter dieser Initialschicht liegt aber ein selbständig sich weiter bildender Pleromstrang.

B. Die basalen und intercalaren Vegetationszonen, durch welche die meisten Blätter der Monocotylen, die Internodien der Gramineenhalme etc. ihre bedeutende Länge erreichen, sind gewissermaßen Ueberreste des embryonalen Gewebes, aus welchem in der ersten Jugend das ganze Organ bestand. Während bei den terminalen Vegetationspunkten das Meristem in der Richtung rückwärts vom Scheitel in Dauergewebe sich umwandelt, geschieht dies hier in umgekehrter Richtung, d. h. die oberen Partien gehen in Dauergewebe über und eine basale Zone erhält sich lange Zeit hindurch im Zustande des Meristems. Während daher der größte Theil eines solchen Blattes oder Internodiums von oben an schon aus fertigen Dauergeweben besteht, treffen wir am Grunde desselben eine zarte weiche Stelle, welche die wachsende Vegetationszone darstellt. Sie besteht in der That aus ganz ähnlichen meristematischen Zellen, wie die terminalen Vegetationspunkte, und es besteht hier ebenso ein allmählicher Uebergang der Meristemzellen in diejenigen des Dauergewebes, natürlich in acropetaler Richtung. Das Meristem zeigt aber hier doch bereits eine gewisse Differenzirung in Gewebecomplexe, aus denen späterhin die Dauergewebe ihren Ursprung nehmen; insbesondere unterscheidet man ein scharf gesondertes Dermatogen, welches in die Epidermis der älteren Theile sich fortsetzt, und Procambiumstränge, denen die Gefäßbündel entstammen; ja in denselben finden sich immer bereits einige vollständige Ring- und Spiralgefäße ausgebildet, welche den Zusammenhang zwischen den gleichnamigen Elementarorganen oberhalb und unterhalb des basalen Vegetationspunktes vermitteln, der ja zum Zwecke der Wasserzufuhr nach oben unentbehrlich ist. Dagegen ist von einer Ausbildung der mechanischen Gewebe, des Assimilationsgewebes, der Elemente des Secretionssystems etc. hier noch nichts anzutreffen.

Literatur. Nägeli, Die neueren Algensysteme. Neuenburg 1847. — Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Zürich 1855. Heft 3. — Pringsheim, in Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. III. pag. 484. — Kny, daselbst IV. pag. 64. — Hanstein, daselbst IV. pag. 238. — Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschrift der niederrh. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde. Bonn 1868, und Monatsber. d. niederrh. Ges. 5. Juli 1869. — Geyler, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IV. pag. 481. — Müller, daselbst V. pag. 247. — Reess, daselbst VI. pag. 209. — Sanio, Bot. Zeitg. 1865. pag. 184. — Nägeli und Leitgeb, Beitr. z. wissensch. Bot. Heft IV. München 1867. — Leitgeb, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1868 und 1869, und Bot. Zeitg. 1871. Nr. 3 und 34. — Reinke, in Hanstein's botan. Untersuch. Bonn 1871. Heft III. — Hofmeister, Bot. Zeitg. 1870. pag. 441. — Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Mém. de l'acad. imp. de St. Pétersbourg. VII. sér. T. XIX. No. 1. Petersburg 1872. — Warming, Recherches sur la ramification des Phanerogames. Vidensk. Selsk. Skr. 5 Räkke 10 B. I. Kjöbenhavn 1872. — Hegelmaier, Botanische Zeitg. 1872. pag. 631 und 1874. pag. 773. — Bruchmann, Ueber Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jena 1874. — Fleischer, Flora 1874. pag. 369. — M. Treub, Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. Leiden 1876. — Janczewski, Annales des sc. nat. 5 sér. T. XX. — Strasburger, Die Coniferen. Jena 1872. — Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. pag. 56. — Schwendener, Ueber

Scheitelwachsthum und Blattstellungen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1885. II. pag. 921. — DINGLER, Zum Scheitelwachsthum der Gymnospermen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. IV. 1886. pag. 18. — VAN TIEGHEM, Sur la croissance terminale de la racine dans les Nymphaeaceés. Bull. soc. bot. de France 1889. pag. 264.

§ 15. Die **Hautgewebe.** Alle Pflanzentheile, welche aus einer körperlichen Gewebemasse bestehen, lassen, sobald sie vollständig ausgebildet sind, also sobald ihr Meristem in die verschiedenen Dauergewebe übergegangen ist, an ihrer Oberfläche ein eigenartiges Gewebe unterscheiden, welches wie eine Haut den Körper bekleidet. Ihrem Ursprunge nach können es sehr verschiedenartige Gewebe sein, welche die Haut der Pflanze darstellen; auch können an einem und demselben Pflanzentheile in den verschiedenen Lebensaltern desselben verschiedene Gewebe in der Hautbildung sich einander ablösen, und dieselben weisen auch verschiedenartige anatomische Structur auf; aber doch ist ihnen eine Reihe von Eigenschaften gemeinsam, durch welche sie zu gleichen physiologischen Leistungen befähigt erscheinen, nämlich den Anforderungen Genüge zu leisten, welche an die Haut des Pflanzenkörpers herantreten. Diese Anforderungen bestehen einmal und jedenfalls ganz allgemein darin, einen genügenden Abschluss der Gewebemassen gegen die Außenwelt hin herzustellen, durch welchen der Körper bis zu einem gewissen Grade vor allerlei Contusionen, die durch Reibung, Druck oder Stoß hervorgebracht werden könnten, geschützt wird. Für die in Luft lebenden Pflanzentheile ist dieses Bedürfniss in besonders hohem Grade vorhanden, und dementsprechend sind auch deren Hautgewebe besonders kräftig entwickelt. Zugleich tritt an diesen nämlichen Pflanzentheilen noch ein anderes Bedürfniss hervor, welchem ebenfalls durch die Hautgewebe in zweckmäßiger Weise genügt wird, nämlich das, dem unbeschränkten Eindringen von Feuchtigkeit von außen, sowie umgekehrt dem zu raschen Verlust des Pflanzensaftes durch Verdunsten Widerstand zu leisten, dabei aber zugleich durch hinreichend zahlreiche Poren Ein- und Ausströmen von Luft für die inneren Gewebe zu ermöglichen. Als Hautgewebe, denen die bezeichneten Rollen zufallen, werden wir an den in Luft lebenden Pflanzenorganen die Epidermis und den Kork kennen lernen; beide wegen des festen Zusammenhanges ihrer Zellen einen wirksamen Abschluss nach außen bildend, erstere vermöge der Cuticularisirung oder Verkorkung ihrer nach außen grenzenden Zellwände, letzterer in Folge der Verkorkung seiner sämmtlichen Zellmembranen den Durchtritt von Wasser sperrend oder doch erschwerend, dabei die Epidermis mit ihren Spaltöffnungen, der Kork mit seinen Lenticellen den Luftwechsel unterhaltend. Für viele im Wasser und im Erdboden lebende Pflanzentheile hat die Haut in erster Linie die Aufgabe, die Nährstoffe, welche in dem sie umgebenden Medium vorhanden sind, aufzunehmen und sie der Pflanze zuzuführen; daher zeigt die Epidermis der Wurzeln eine diesem Zwecke besonders entsprechende Organisation, und darum nicht unwesentliche Abweichungen von den oberirdischen Pflanzentheilen, die sich besonders

in der Beschaffenheit der Zellwände, in der Entwicklung der Wurzelhaare und in dem Fehlen der hier zweckwidrigen Spaltöffnungen aussprechen. Mancherlei andere mehr untergeordnete und nur in vereinzelten Fällen auftretende physiologische Leistungen können außerdem noch der Epidermis der in Luft lebenden Pflanzentheile zufallen und sind dann auch durch entsprechende Organisation angezeigt.

Bei den Thallophyten, wo die Gewebedifferenzirung überhaupt lange nicht den Grad der Vollkommenheit erreicht, wie bei den höheren Gewächsen, ist auch ein Hautgewebe in dem Sinne der Epidermis oder des Korkes nicht oder nur erst in wenigen Fällen vorhanden. Die Hautbildung beschränkt sich hier meist darauf, dass die Zellen des Grundgewebes je weiter nach außen desto enger und dickwandiger werden, dabei häufig auch in ihren Zellwänden dunkle Färbungen annehmen; dabei zeigt die äußerste Zellschicht, ebenso wie wir es bei der echten Epidermis der höheren Pflanzen finden werden, eine Neigung zur Bildung von Haaren. Man könnte oft dieses äußere Gewebe statt Haut füglich auch Rinde nennen, da das Grundgewebe hier meistens sonst keine weitere Differenzirung in Mark und Rinde aufweist. Beispiele hierfür liefern unter den Pilzen die meisten großen Fruchtkörper der Hymenomyceten, Gastromyceten und Ascomyceten, der Thallus vieler Flechten, derjenige der meisten größeren Algen und die Stengel vieler Moose, während wir andererseits bei manchen Lebermoosen und besonders an den Sporenfrüchten oder Kapseln der Laubmoose bereits eine vollständig entwickelte Epidermis mit Spaltöffnungen (S. 143) finden. Näheres über diese Gewebeformen der Thallophyten und Muscineen ist indess im zweiten Bande in der Morphologie dieser Pflanzenklassen zu suchen.

§ 16. I. **Die Epidermis** oder **Oberhaut** ist die bei der Differenzirung des Meristems entstehende oberflächliche Zellschicht, welche die vielzelligen Pflanzentheile zeitlebens oder bis zum Eintritt der sie ersetzenden Korkbildung bekleidet. Außer diesem genetischen Merkmale giebt es kein für die Epidermis allgemein zutreffendes Charakteristikum weiter, als etwa noch die Eigenschaft, dass ihre Zellen unter sich fest und lückenlos zusammenhängen und dadurch eben zu einem hautartigen Gebilde verbunden sind. Eine weitergehende Beschreibung der Epidermis erfordert bereits eine Unterscheidung der einzelnen Pflanzentheile, je nach deren verschiedener Function diese Zellschicht charakteristische Ausbildungen annimmt. Wir betrachten daher im Folgenden gesondert die Epidermis der Luftorgane, diejenige der Wasserorgane, ferner die der Ernährungswurzeln, dann die Luftgewebehülle der Luftwurzeln und verwandter Organe und endlich die Hautgewebe der Samen und Schließfrüchte. Im Allgemeinen wäre noch hinzuzufügen, dass die Epidermis in den allermeisten Fällen zwar eine einfache Zellschicht ist und bleibt, dass sie aber manchmal frühzeitig durch Zelltheilungen, welche parallel der Oberfläche erfolgen, sich verdoppelt oder vermehrfacht, was man als mehrschichtige Epidermis bezeichnet, deren einzelne Schichten dann

auch unter sich im Wesentlichen übereinstimmende Ausbildung erfahren, und also in ihrer Gesammtheit ein einheitliches Hautorgan darstellen. Zuweilen nehmen aber auch eine oder mehrere unter der Epidermis liegende Zellschichten des Grundgewebes eine der Epidermis ähnliche Beschaffenheit an, betheiligen sich also an der Hautbildung und werden aus diesem Grunde als Hypoderma bezeichnet.

A. **Die Epidermis der Luftorgane.** Mit dem Ausdruck Luftorgane wollen wir diejenigen Theile einer jeden vollkommeneren Pflanze belegen, welche, ohne Rücksicht auf ihre besondere physiologische Function, darin sich gleichen, dass sie sich an der Luft entwickeln. Der Aufenthalt in der Luft erheischt eine Reihe ganz bestimmter Einrichtungen ihres Hautgewebes, in denen die so bezeichneten Pflanzentheile bei allen Verschiedenheiten, die sich in einzelnen und untergeordneten Eigenschaften zeigen, übereinstimmen. Die Epidermiszellen schließen hier mit ihren Seitenwänden unter sich überall vollständig zusammen, ohne Intercellularräume zwischen sich zu bilden, und zwar so fest, dass eher die Zellen selbst durchreißen, ehe sie aus ihrem Verbande weichen, während der Zusammenhang mit dem darunter liegenden Gewebe meistens ein minder fester ist, weshalb die Epidermis mehr oder weniger leicht in Form eines Häutchens sich von dem Pflanzentheile abziehen lässt. Die einzigen luftführenden Unterbrechungen in der Epidermis sind die weiter unten näher zu betrachtenden Spaltöffnungen.

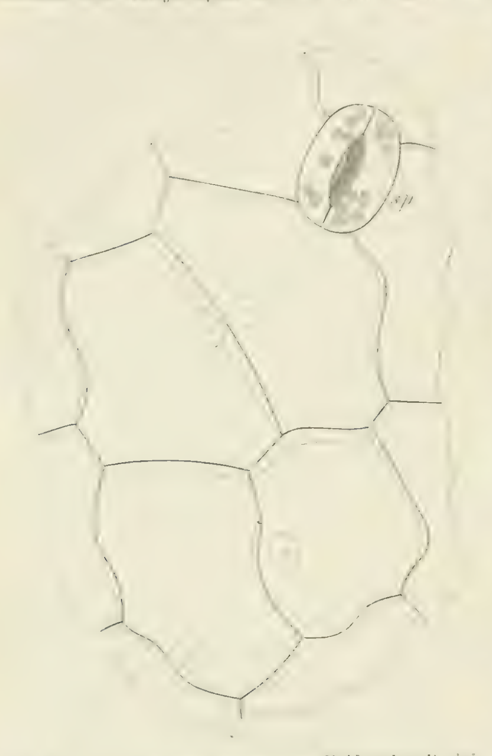


Fig. 80. Ein Stück einer abgezogenen Epidermis mit einigen [illegible] Blatt[illegible] Beta vulgaris in perspectivischer Ansicht von außen, um ihre tafelförmige [illegible] [illegible]. Der sehr hyaline die Zelle auskleidende dünne Protoplasmasack ist [illegible] daher in der Zeichnung weggelassen. Bei *sp* eine Spaltöffnung.

Die Form der Epidermiszellen, in der Oberflächenansicht betrachtet, ist an Organen von geringer Oberflächenentwickelung, wie z. B. an vielen Früchten u. dergl., meist rundlich oder polyedrisch. An Organen mit vorwiegender Längenentwickelung, wie bei langen Internodien, Blattstielen und bei den langgestreckten Blättern der Monokotylen ist die Form der Epidermiszellen meist longitudinal gestreckt (Fig. 81, S. 131)

und bei Blättern mit breiter Fläche gewöhnlich mehr isodiametrisch, auch mehr oder weniger tafelförmig (Fig. 81), also mehr breit, wie hoch (Fig. 80, S. 130). Nicht selten sind die Seitenwände wellenartig gebogen, die Zellen also mit einander verzahnt, ähnlich wie die Ränder der Schädelknochen. Diese Wellungen treten besonders über dem grünen Blattgewebe auf, während sie über den Blattnerven fehlen (Fig. 81). An allen Luftorganen, welche aus saftreichen Geweben bestehen, also vornehmlich an Stengeln, Blättern, Blüthen und saftigen Früchten, sind die Epidermiszellen hinsichtlich ihres Inhaltes von großer Uebereinstimmung: das verhältnissmäßig geräumige Lumen der Zelle lässt nur einen sehr dünnen wandständigen Protoplasmasack, der meist einen deutlichen Zellkern besitzt, erkennen, ist aber im übrigen ganz mit klarem Safte erfüllt (Fig. 80, S. 130; Fig. 96, S. 144); Chlorophyllscheiben, Stärkekörner oder sonstige Formelemente sind bei Landpflanzen nur in wenigen Fällen vorhanden, abgesehen von nicht selten vorkommenden kleinen Leukoplasten. Es beweist dies, dass die Epidermiszellen keine auf die Stoffbildungen der Pflanze bezügliche Rolle spielen, sondern dass sie nur einerseits als eine abschließende Haut von großer Durchsichtigkeit wirken, andererseits durch ihren fast ausschließlichen Gehalt von Wasser eine Art Wasserreservoir darstellen, welches den Saft des von der Oberhaut bedeckten Pflanzentheiles zurückhält indem es ihn am Verdunsten hindert, während das Wasser der Epidermis selbst wegen der schweren Durchlässigkeit der cuticularisirten Außenhaut für Wasser nur langsam durch Transpiration verloren geht, seinen Abgang aber jedenfalls aus den darunter liegenden Geweben leicht ersetzt; denn wir finden in den Epidermiszellen in der Regel nichts von Luft oder Luftblasen. In manchen Fällen verstärkt die Pflanze dieses Wassergewebe noch dadurch, dass sich eine mehrschichtige Epidermis entwickelt, deren Verstärkungszellen

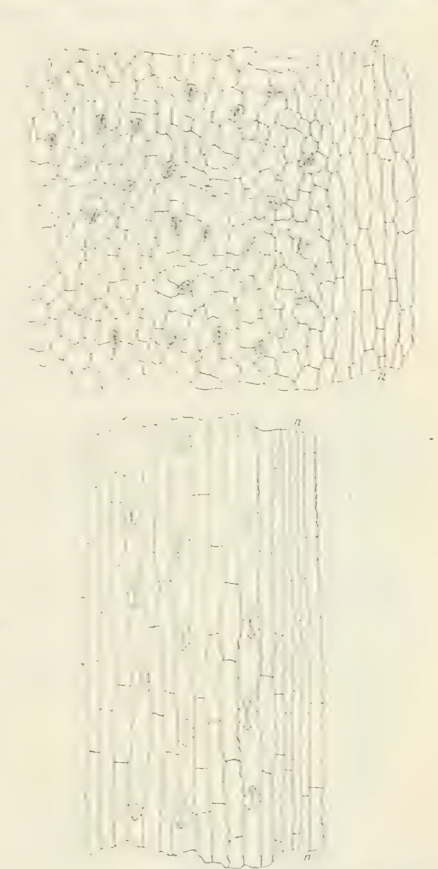


Fig. 81. Abgezogene Epidermisstücke, das obere von Beta vulgaris, das untere von Avena sativa: auf jenem stehen die Spaltöffnungen zerstreut, auf diesem in parallelen geraden Reihen. Bei n n über den Blattnerven liegende Theile der Epidermis, wo die Spaltöffnungen fehlen und die Epidermiszellen anders gestaltet, insbesondere nicht mit wellenförmigen Seitenwänden versehen sind. Schwach vergrößert.

besonders groß, dünnwandig und gänzlich mit wasserklarem Inhalte erfüllt sind, wie an den Blättern vieler Ficusarten (Fig. 82), der Begonien und an Stengeln und Blättern vieler Piperaceen, oder dadurch, dass ein Hypoderma unter der Epidermis auftritt, welches sich ebenfalls als Wassergewebe in dem eben bezeichneten Sinne und oft zu enormer Dicke entwickelt, wie z. B. bei Bromeliaceen. In manchen Fällen, wo es den Bedürfnissen des Pflanzentheiles zu entsprechen scheint, dass seine Haut minder durchsichtig ist oder dass er mit Farben ausgestattet werde, kommt aufgelöst in dem Safte der Epidermiszellen ein rother oder ein blauer Farbstoff vor, der dem ganzen Pflanzentheile von außen eine Röthung oder Bläuung ertheilt, wie es an den meisten Blumenblättern und an vielen für gewöhnlich grünen Blättern der Fall ist. Manchmal kommen im Zellsafte der Epidermiszellen gelöst auch noch besondere Stoffe, wie Gerbstoffe, lösliche Stärke etc. vor. Auch die

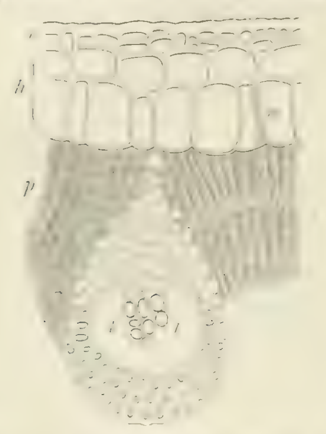


Fig. 82. Stück eines Blattquerschnittes von Ficus elastica, unter der Epidermis e das als Wassergewebe entwickelte Hypoderma h, welches mit dem das Gefäßbündel begleitenden farblosen Gewebe z zusammenhängt; f der Phloëmtheil des Gefäßbündels; p das chlorophyllführende Palissadengewebe. 120fach vergrößert. Nach Westermaier.

Ausbildung der Membran der Epidermiszellen zeigt sich den Aufgaben der Oberhaut zweckentsprechend. Die Außenwand ist immer mehr oder weniger verdickt und bildet ein gleichmäßig starkes Häutchen, welches durch seine Festigkeit einen ausgiebigen Schutz nach außen gewährt. Ausnahmslos ist diese Zellwand in ihrer äußersten Lamelle cuticularisirt:

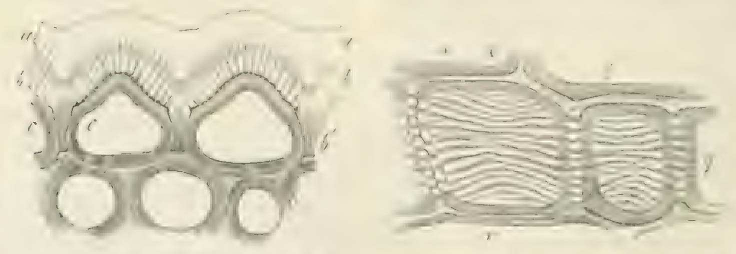


Fig. 83. Epidermis des Blattmittelnerven von Ilex aquifolium; A Querschnitt in Chlorzinkjodlösung, wobei die innere Schale c sich dunkelblau färbt. Die äußere Schale besteht aus einer äußeren Lage a, welche continuirlich über die Zellen hinläuft, die sogen. echte Cuticula, und aus einer inneren Lage b, welche sich gelb färbt und zwischen die Zellen seitlich eindringt (b'), außerdem noch eine radiale Streifung zeigt (Cuticularschicht). B Flächenansicht von außen, wo die radiale Streifung des Querschnittsbildes als Streifen s sichtbar ist, welche, der Länge der Blattnerven folgend, über die Querwände q der Zellen hinziehen. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

diese echte Cuticula läuft ununterbrochen über die Zellengrenzen hin und markirt sich besonders durch gelbbraune Färbung mit Chlorzinkjod sowie durch Unlöslichkeit in concentrirter Schwefelsäure. Näheres über dieselbe ist schon in der Zellenlehre besprochen worden; hier sei nur

darauf hingewiesen, dass sie als zusammenhängendes Häutchen die ganze Oberfläche der Luftorgane überzieht und vermöge ihrer chemischen Natur Kork- oder Cuticularsubstanz Wasser nur langsam durch sich hindurchgehen lässt, also ein Organ ist, welches die aus der Epidermis erfolgende Transpiration verlangsamt. Sehr häufig, besonders bei harten Blättern und Internodien ist die unter der Cuticula liegende Wandseite der Epidermiszellen stark, oft außerordentlich stark verdickt (Fig. 83, S. 132), auch die Seitenwände dann oft nach außen hin stark verdickt, um sich nach innen schnell zu verdünnen. Die dicken Wandtheile sind dann meist in zwei Schalen differenzirt: eine innerste das Zellenlumen unmittelbar umgebende dünne Schale, welche die Reaction des reinen Zellstoffes zeigt, und eine oder mehrere zwischen ihr und der Cuticula gelegene Schichten, welche ebenfalls mehr oder weniger cuticularisirt sind und als **Cuticularschichten** (Fig. 83) bezeichnet werden. Dieselben ziehen sich nicht selten in den dicken Theil der Seitenwände hinab, und in diesen verhält sich dann oft die Mittellamelle der echten Cuticula, an welche sie sich außen ansetzt, gleich. Die Cuticularschichten verstärken die Cuticula in ihrer verdunstunghemmenden Wirkung. Erhöhung der Festigkeit der Außenwand der Epidermiszellen wird bei manchen Pflanzen durch Verkieselung der Membran (S. 90) erzielt, wie bei den Equisetaceen, Gramineen etc. Bisweilen sind nur einzelne Zellen besonders stark verkieselt, wie die Kurzzellen in der Epidermis der Gramineen (Fig. 84), oder die Haare allein oder diese nebst den sie umgebenden Partien der Epidermis, wie bei den Blättern der Cannabineen und Ulmaceen.

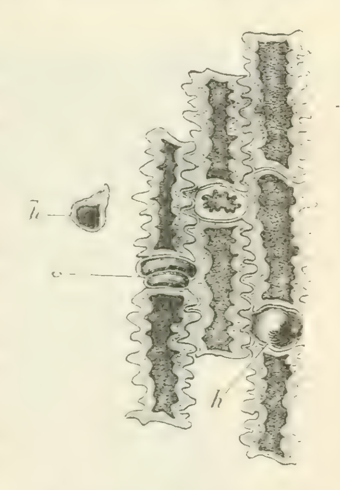


Fig. 84. Ein Stück der Epidermis des Gerstenblattes, aus zweierlei Zellen, Langzellen und Kurzzellen (k) bestehend; bei h kurze Haarzellen. Nach J. Möller.

In der Substanz der cuticularisirten Theile der Epidermismembranen sind nach de Bary Wachspartikeln, oft verbunden mit Harz, eingelagert. Dieselben sind auf Durchschnitten durch die Membran nicht ohne weiteres zu sehen, schmelzen aber beim Erwärmen der Schnitte in Form von Tröpfchen heraus. Diesem Wachsgehalt ist es wesentlich mit zuzuschreiben, dass die oberirdischen Pflanzentheile vor der Benetzung des Wassers geschützt sind, indem das letztere von ihnen abrinnt. Sehr oft tritt das Wachs von selbst über die Cuticula hervor und lagert sich als **Wachsüberzug** ab, welcher den sogenannten Reif an manchen Früchten, wie Weinbeeren, Pflaumen, sowie an vielen kahlen Blättern, wie bei Kohl, Mohn, Zwiebeln etc. darstellt. Nach de Bary treten diese Ueberzüge in verschiedenen Formen auf, deren er folgende unterscheidet: 1. Einfache Körnerschicht, bestehend aus vereinzelten oder in einfacher Schicht nebenein-

ander liegenden Körnchen: der gewöhnlichste Fall bei Kohl, Zwiebelblättern, Nelken etc. 2. gehäufter Wachsüberzug, aus einem Haufwerk übereinander liegender Körnchen oder zarter Stäbchen bestehend, bei den

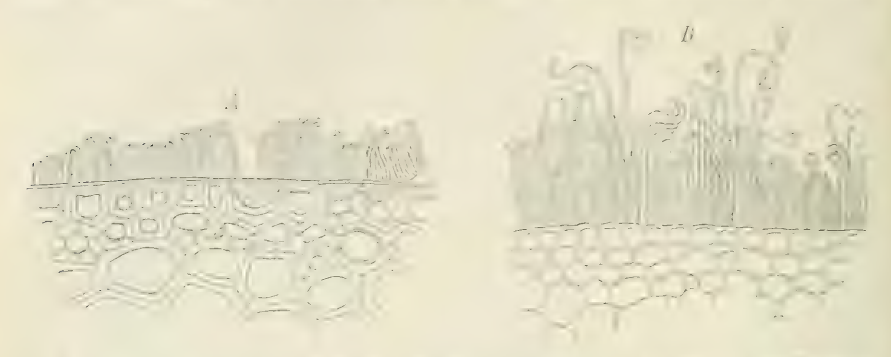


Fig. 85. Querschnitte durch den Stengel von Saccharum officinarum mit Ausscheidung von Wachsstäbchen, A von einem erwachsenen jungen Internodium (375fach vergrößert), B von einem eben solchen Knoten (142fach vergrößert). Nach DE BARY.

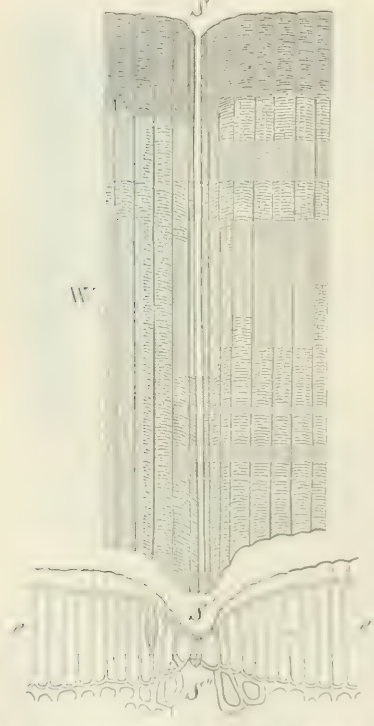


Fig. 86. Querschnitt durch einen Stamm der Wachspalme Klopstockia cerifera; e—e Epidermis; S'—S'' Spaltöffnung mit 2 kleinen Schließzellen zwischen zwei größeren Nebenzellen. W Wachsüberzug, auf das Epidermisstück passend, über welchem er stand. 116fach vergrößert. Nach DE BARY.

weiß bestäubten Eucalypten, Acacien, bei vielen Gräsern, bei Ricinus, auf der Unterseite der Tannen-Nadeln etc. 3. Stäbchenüberzüge, aus dünnen, sehr langen, oben gekrümmten, sogar lockenförmigen Wachsstäbchen bestehend, welche senkrecht auf der Epidermis mehr oder weniger dicht, selbst bis zur Berührung einander genähert stehen, bei Musaceen, Cannaceen, manchen Gramineen etc. (Fig. 85). 4. Wachsschichten oder -krusten, der Cuticula aufgelagert in Form einer zusammenhängenden Masse. Diese erscheint entweder als dünne spröde Glasur, wie bei Sempervivum, bei den fleischigen Euphorbien, oder als zarte eckige Blättchen, wie bei Cereus, Opuntia, Portulaca etc., oder endlich als sehr mächtige Kruste, welche in ihrer Masse eine Schichtung parallel der Oberfläche und eine senkrecht zu dieser gerichtete Streifung zeigt, wie bei Euphorbia canariensis, bei den Früchten der Myrica cerifera, bei Chamaedorea-Arten und auf dem Stamme der peruanischen Wachspalmen (Fig. 86), besonders

Ceroxylon andicola, wo diese Krusten bis 5 Millimeter Dicke erreichen. Nach WIESNER bestehen diese Krusten aus senkrecht nebeneinander stehenden, das Licht doppelt brechenden vierseitigen Prismen.

Die Epidermis der Luftorgane besitzt in den meisten Fällen noch zwei besondere wichtige Organe, nämlich die Haare und die Spaltöffnungen.

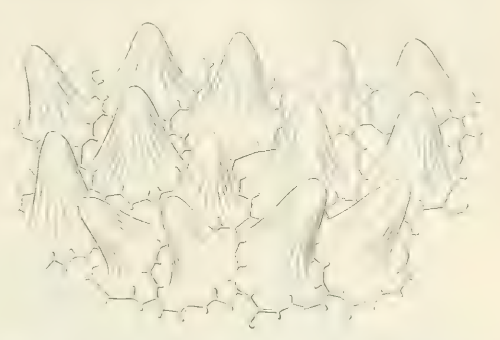


Fig. 87. Stück der Oberhaut des Blumenblattes von Viola tricolor; jede Epidermiszelle in eine Papille ausgewachsen. 300fach vergrößert. Nach WIESNER.

Haare oder **Trichome** heißen alle diejenigen Gebilde, welche aus einer Epidermiszelle durch papillöse Ausstülpung derselben hervorgegangen sind, und an deren Erzeugung die unter der Epidermis liegenden Gewebe nicht betheiligt waren, gleichgültig ob das fertige Gebilde einzellig oder in Folge nachträglicher Theilung mehrzellig ist. Die kräftigeren Oberflächengebilde der

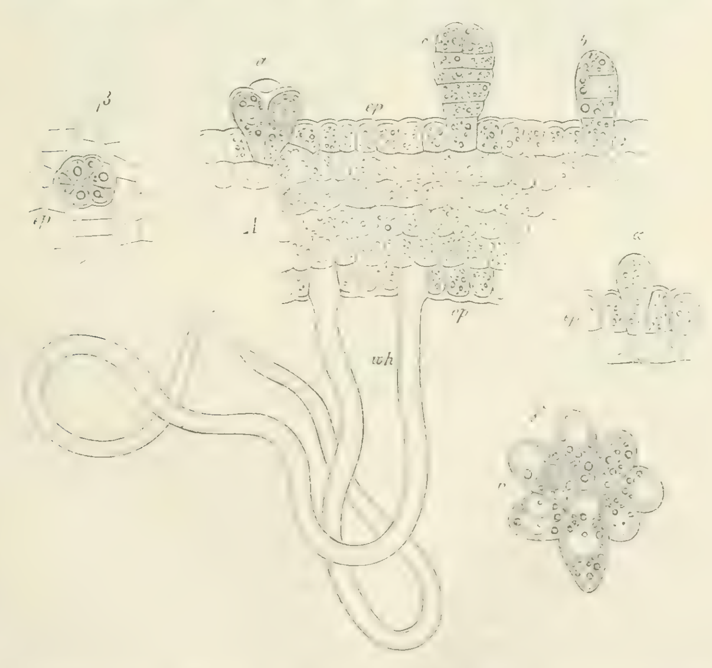


Fig. 88. Entwickelung der Haare auf dem Kelch von Althaea rosea. In *A* sind *wh* Wollhaare auf der Kelch-Innenseite, *b* und *c* Drüsenhaare in verschiedenen Entwickelungsstadien, bei α (rechts) erste Anlage eines Drüsenhaares; *ep* die Epidermis. Die Figuren *a* in *A*, dann β (links) und γ (rechts unten) zeigen die erste Entwickelung der Haarbüschel, deren spätere Zustände in Fig. 92 dargestellt sind; *a* im Durchschnitte, β und γ von oben gezeichnet; die Zellen sind reich an Protoplasma und beginnen bei γ Vacuolen (*v*) zu bilden. Nach SACHS.

Pflanzentheile, besonders die sogenannten Stacheln, gehören, weil an ihrer Bildung sich außer der Epidermis auch subepidermale Gewebe betheiligen, nicht zu den Haaren und werden deshalb in der Morphologie, wohin ihre Betrachtung gehört, als Emergenzen von jenen unterschieden. Die eigentlichen Trichome stellen bei ihrer Feinheit und bei der großen Zahl, in welcher sie in der Regel vorhanden sind, auch wirklich eine haarförmige Bekleidung der Pflanze dar, und solche Pflanzentheile werden in der beschreibenden Botanik als behaart bezeichnet; fehlen sie einem Pflanzentheile, so wird derselbe kahl genannt. Schon ihr nicht allgemeines Vorhandensein beweist, dass sie nur besonderen Zwecken

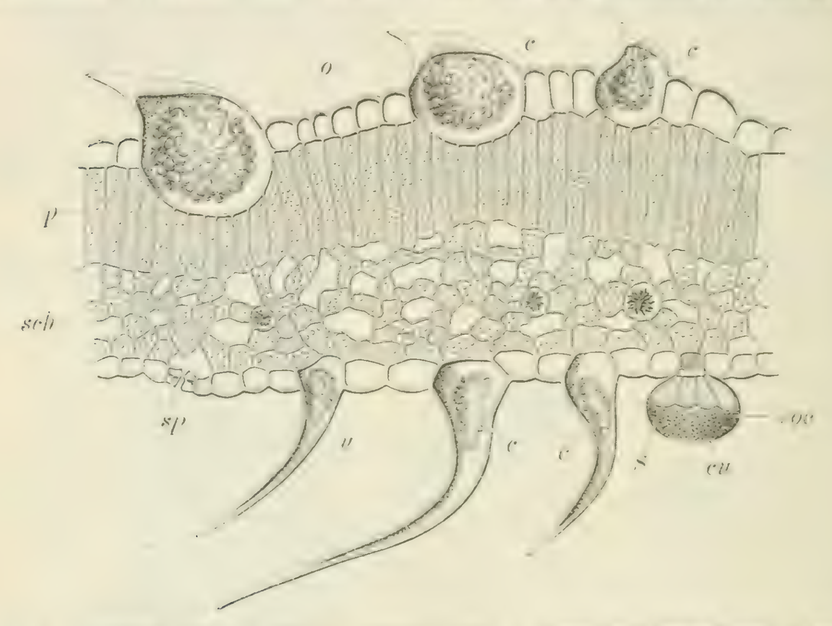


Fig. 89. Querschnitt durch ein Blatt von Cannabis sativa; *o* Oberseite mit kurzen Haaren, in denen Cystolithen *c* enthalten sind; *u* Unterseite mit gekrümmten Borsten, welche auch Cystolithen *c* enthalten; *oe* Oeldrüse mit den Secernirungszellen *s* und der blasigen Cuticula *cu*; *sp* Spaltöffnung; *p* Palissadengewebe; *sch* Schwammparenchym. Nach Tschirch.

dienen können, und die großen Verschiedenheiten, die wir in ihrem Auftreten und in ihrer Ausbildung finden, deuten darauf hin, dass sie verschiedenartige Aufgaben erfüllen, die uns freilich nicht alle genügend bekannt sind.

Die einfachste Form der Haare sind die papillenartigen Ausstülpungen der Epidermiszellen vieler Blumenblätter, denen diese ihr sammetartiges Aussehen verdanken (Fig. 87, S. 135). Auch auf den Narben der Griffel ist diese Haarform sehr häufig zu finden. Man hat für sie die Bezeichnung Papillen eingeführt. Auch die anderen Haare erscheinen bei ihrer ersten Entstehung als papillenartige Ausstülpungen, sie erreichen aber durch weiteres Wachsthum schnell größere Länge. Dieses Wachsthum erfolgt bald als Spitzenwachsthum, bald basipetal, bald

intercalar. Findet nur ein solches Längenwachsthum statt, so entstehen die sogenannten **Wollhaare**, welche frühzeitig an den noch in den Knospen befindlichen Blättern und Internodien vieler Gefäßpflanzen entstehen und, weil sie in großer Zahl vorhanden und durch einander gewirrt sind, wie ein dichter grauer oder weißer Filz jene Organe bekleiden. Bei der Entfaltung der letzteren gehen sie häufig zu Grunde und fallen ab, z. B. bei Aralia papyrifera, Aesculus Hippocastanum, wo sie einen leicht abwischbaren Filz auf den frisch entfalteten Blättern bilden. Sehr häufig bleiben sie aber als wolliger Ueberzug beständig erhalten, entweder auf der ganzen Oberfläche der grünen Theile (Fig. 88, S. 135), wie bei vielen Malvaceen, Verbascum, Gnaphalium etc., oder nur auf den Blattunterseiten. Weil in dem Filze, welchen die Wollhaare bilden, die Luft außerordentlich fest haftet, dient diese Form der Haare als ein wirksames Schutzmittel der betreffenden Pflanzentheile vor directer Benetzung mit Regenwasser, zugleich wohl aber auch als Schutz gegen übermäßige Transpiration, weshalb sie besonders an Pflanzen trockner Standorte vorkommen. Sehr verbreitet sind die kegelförmigen Haare, welche kürzer und mehr gerade, nach oben zugespitzt sind und vereinzelter über den Pflanzentheil verbreitet stehen (Fig. 89, S. 136). Für sie hat hat man die Bezeichnung **Haare** (pili) im engeren Sinne oder auch wohl **Borsten** (setae), wenn ihre Wand stärker verdickt und verkieselt oder verkalkt, also hart ist. Sie sind vermöge ihrer Beschaffenheit in vielen Fällen der Pflanze augenscheinlich ein Schutz vor den Angriffen pflanzenfressender Thiere. Eine besondere Art dieser Haarform sind die **Brennhaare**, welche z. B. bei den Brennnesseln vorkommen. Hier ist in dem Safte der Haarzelle entweder Ameisensäure oder ein Ferment gelöst, welches, mit der thierischen Haut in Berührung gebracht, dieselbe reizt: das Brennen in der Haut wird dadurch verursacht, dass die Haarspitze durch Einlagerung von Kalk und Kieselsäure in der Membran sehr spröde ist und bei leichter Berührung abbricht, worauf der hautreizende Zellinhalt sich ergießt. Unter dem Brennhaar befindet sich eine Wucherung des Parenchyms, welcher auch die Epidermis folgt; das Haar selbst ist dann von einer zapfenartigen Emergenz des Blattes oder Stengels getragen und dieser mit seinem unteren Theile tief eingepflanzt (Fig. 90). Die

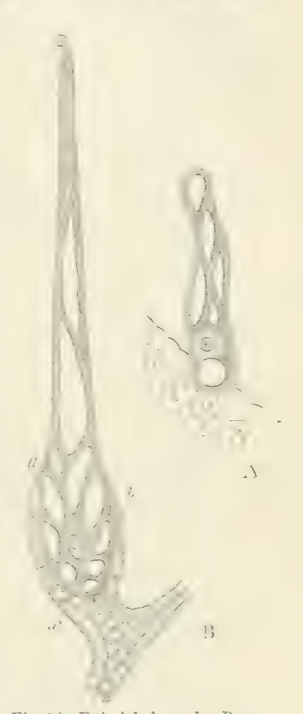


Fig. 90. Entwickelung des Brennhaares von Urtica. *A* das junge aus einer Epidermiszelle entstandene Haar. *B* dasselbe im entwickelten Zustande, mit seiner erweiterten Basis einem aus dem subepidermalen Gewebe entstandenen Gewebehöcker *x* eingesenkt, dessen Epidermis bis *e b* hinaufreicht. Die knopfartige Spitze des Haares ist die verkieselte, beim Berühren leicht abbrechende Membranstelle. Das Haar ist von netzförmigen Protoplasmasträngen durchzogen, in welchen an einer Stelle der Zellkern sichtbar ist.



Fig. 91. Beispiele von Haarformen: *A* von Plectranthus fruticosus, *B* von Cajophora lateritia, *C* [illegible] Hieracium piliferum, *D* von Cheiranthus Cheiri. — *e* bedeutet überall Epidermis, *a*–*d* versc[illegible] Haarformen auf derselben Pflanze. Nach DE BARY.

Klimmhaare, welche manchen windenden oder kletternden Pflanzen als Haftorgane dienen, haben ähnliche Beschaffenheit. Solche befinden sich z. B. auf den vorspringenden Kanten des Hopfenstengels, wo sie mit einer großen basalen Ausbuchtung einer vorspringenden Gewebemasse eingesenkt und selbst nach zwei entgegengesetzten Richtungen in etwas hakig gekrümmte scharfe Spitzen ausgewachsen sind. Verzweigte Formen der faden- oder kegelförmigen Haare sind überhaupt sehr verbreitet. Je nachdem zwei oder mehr Punkte mit gesteigertem Flächen- oder Spitzenwachsthum an der Haarzelle auftreten, sind die verzweigten Formen als Gabelhaare oder als Sternhaare zu bezeichnen (Fig. 91, S. 138), wie sie besonders bei den Cruciferen vorkommen. Auch gehören hierzu die eigenthümlichen Haare der Malpighiaceen und mancher Cruciferen, welche auf einem kurzen Stiel ein querbalkenförmiges spindelförmiges Haar tragen, das dicht über der Epidermis liegt (Fig. 91 *D*, S. 138).

Es giebt aber auch Trichome, welche kein gefördertes Längenwachsthum und daher auch keine eigentlich haarförmige Gestalt besitzen, wie die sogenannten Blasen (papulae), welche kugelrunde, auf der Epidermis sitzende, wie wasserhelle Perlen glänzende Zellen darstellen, z. B. bei Mesembryanthemum, manchen Piperaceen etc. (Fig. 91 *A*, *c*, S. 138). Auch die Kopfhaare (pili capitati) schließen sich hieran, insofern als hier die mehr oder weniger lange Haarzelle an ihrem Ende zu einem den Durchmesser ihres Trägers meist bedeutend übertreffenden runden Kopfe angeschwollen ist; besonders zeigen die unten zu erwähnenden Drüsenhaare diese Form.

Alle hier erwähnten Haarformen treten als einfache Zellen auf: die Epidermiszelle und das daraus hervorgewachsene Haar in allen seinen Theilen, selbst bei den verzweigten Formen, haben ein continuirliches Lumen. Man pflegt solche Trichome unter der Bezeichnung einzellige Haare zu unterscheiden von den sogenannten mehrzelligen oder zusammengesetzten Haaren, wo das Haar durch Scheidewandbildung eine Mehrzahl von Zellen darstellt. Für Aufbau und Function des Haares ist jedoch seine Ein- oder Mehrzelligkeit von untergeordneter Bedeutung, denn wir sehen fast alle im Vorstehenden betrachteten Haarformen auch als mehrzellige auftreten. Oft beschränkt sich die Mehrzelligkeit auf die Anwesenheit einer einzigen Scheidewand, welche die Epidermiszelle von der eigentlichen Haarzelle abgrenzt. Vielfach sind aber namentlich die kegelförmigen und die verzweigten Haare durch Querwände vielzellig (vergl. Fig. 91 *A*, *a*, *C*), wie wir sie besonders bei den Cucurbitaceen, Solanaceen, vielen Compositen, Labiaten etc. finden. Die meisten Kopfhaare sind mehrzellig, indem der Kopf auf einem mehrzelligen Stiele steht und selbst manchmal wieder aus mehreren Zellen zusammengesetzt ist. Die Blasen vieler Chenopodiaceen, welche ein abwischbares Mehl auf den grünen Theilen darstellen, stehen auf einem kurzen ein- oder mehrzelligen Träger. Als zusammengesetzte Trichome sind auch die sogenannten Büschelhaare zu betrachten, bei denen die haarbildende Epidermiszelle durch Theilungen senkrecht zur Oberfläche

des Organes mehrere Zellen erzeugt, deren jede dann zu einem Haar auswächst, wie manche Wollhaare der Malvaceen (Fig. 92).

Bezüglich der feineren Beschaffenheit aller hier erwähnten Haarformen wäre noch zu bemerken, dass ihre Membran auswendig, wie die Epidermis überhaupt, mit einer Cuticula überzogen ist, und dass die Haarzellen hinsichtlich ihres Inhaltes ebenso einfache Verhältnisse wie die Epidermiszellen zeigen: ein dünnes wandständiges, allerdings oft in schöner Circulation begriffenes Protoplasma (vergl. Fig. 92, *A*) und

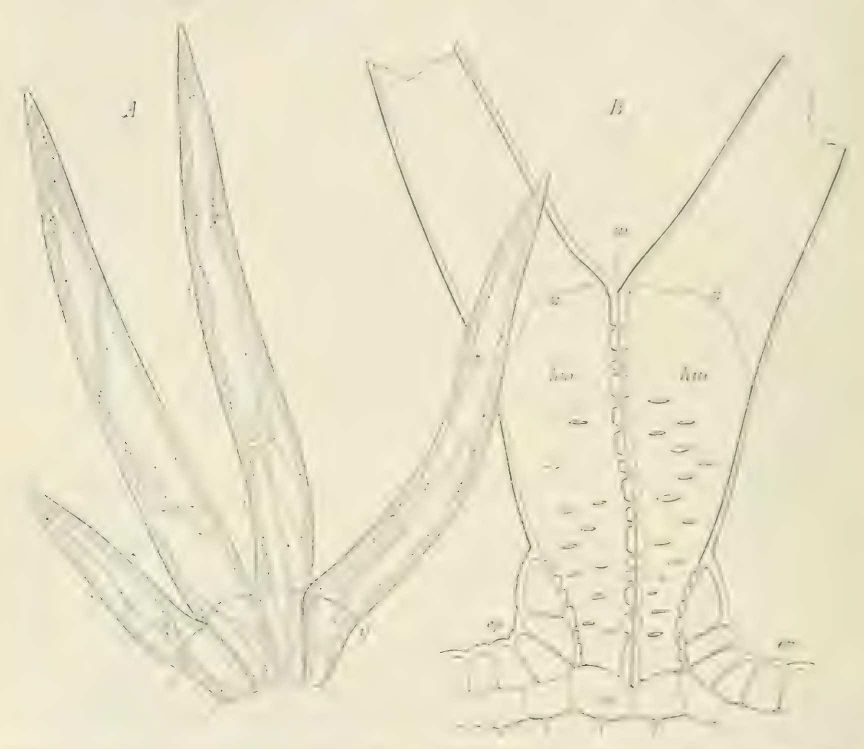


Fig. 92. *A* Büschelhaar vom Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea; am Protoplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmastränge, welche in strömender Bewegung begriffen sind, wie es die Pfeile andeuten. — *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines erwachsenen Büschelhaares, den Bau der Zellwand zeigend. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

reichlichen klaren Zellsaft, meist ohne sonstige Inhaltsbestandtheile, bei den dickwandigen Wollhaaren sogar oft nur Luft enthaltend.

Es giebt an Luftorganen noch viele andere Oberflächengebilde, welche von eigentlichen Haaren mehr abweichen, aber wegen ihrer Entstehung aus Epidermiszellen ebenfalls unter den Begriff der Trichome fallen. Bemerkenswerth sind namentlich noch folgende Gebilde:

a. S c h u p p e n (squamae oder lepides) sind flache häutige Gebilde, welche immer aus vielen, meist in einer Schicht liegenden und radial geordneten Zellen bestehen und eine mehr oder minder runde schirmförmige Scheibe darstellen, die in der Mitte einem Stiele aufsitzt, der so kurz ist, dass die Scheibe fast auf der

Epidermis aufliegt. Der Stiel ist eine ein- oder mehrzellige Haarbildung, oder die Scheibe sitzt direct auf einer Gewebewucherung, die den Charakter einer Emergenz hat. Diese Haarbildungen kommen bei den Eläagnaceen, vielen Oleaceen etc. vor. Die sogenannten Spreuschuppen (paleae) der Farne sind eben solche, aber einseitig ihrem Stiele angeheftete sehr große, trockne, aus braunhäutigen lufthaltigen Zellen zusammengesetzte Organe, welche sich an den jungen Wedeln frühzeitig entwickeln und zur Einhüllung derselben im Knospenzustande dienen.

b. Zotten sind fadenförmige, aus zwei bis vielen Zellschichten bestehende ziemlich derbe Körper, die im Uebrigen den Haaren gestaltlich am nächsten kommen. Wie diese enden sie bald einfach konisch (Fig. 91 *C*, S. 138), bald kopfig, bald büschelhaarförmig. Sie finden sich z. B. bei Hieracium, Leontodon, bei Solanum-Arten, Melastomaceen etc.

c. Stacheln, also harte, stechende Gebilde, sind zwar meistens Emergenzen und daher in der Morphologie zu betrachten. Dagegen sind diejenigen der Rubus-Arten epidermalen Ursprunges und daher den Trichomen zuzuzählen.

d. Hautdrüsen und Drüsenhaare. Auf der Epidermis vieler Luftorgane kommen Stellen vor, wo klebrige und riechende Stoffe, besonders Harze, ätherische Oele, Pflanzenschleime, oder auch Zucker in auffallender Menge gebildet werden und frei hervortreten. Der Geruch und die Klebrigkeit, welche durch diese Gebilde veranlasst werden,



Fig. 93. Drüsenhaare von Cistus creticus, *a* vor Beginn der Secretion, *c* und *d* mit Secretblase auf dem Scheitel; in *b* erstreckt sich die Secretion von letzterem weit abwärts; *c'* der Scheitel nach Entfernung des Secretes durch Alkohol und Aether; *e e* Epidermis. 375fach vergrößert. Nach DE BARY.

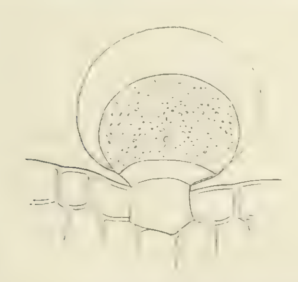


Fig. 94. Durchschnitt durch ein Epidermisstück des Blattes von Pogostemon Patschouli mit einem kurzen Drüsenhaar, dessen Secret unter der Blase durch Alkohol entfernt ist. 375fach vergrößert. Nach DE BARY.

schützen die betreffenden Pflanzentheile augenscheinlich vor den Nachstellungen vieler Thiere, während die zuckerausscheidenden Drüsen Anlockungsmittel für Insekten sind an die Blüthen zum Zwecke der Befruchtung derselben. Nach dem üblichen Sprachgebrauch nennt man solche secernirenden Stellen überhaupt ohne Rücksicht auf ihren anatomischen Charakter Drüsen (glandulae). Da solche aber auch in inneren Geweben der Pflanze in Form von secrethaltigen Intercellularen oder Idioblasten auftreten, so bezeichnen wir die der Epidermis angehörigen nach

de Bary's Vorgange als Hautdrüsen. In vielen Fällen sind echte Haargebilde die Erzeuger des Secretes; diese führen daher den Namen Drüsenhaare. Der secernirte Körper tritt zuerst in der Wand der Zelle auf, und zwar an der Grenze zwischen Cuticula und Zellmembran; er hebt in dem Maße als er an Menge zunimmt, die Cuticula blasig empor, wobei diese entweder in gleichem Maße mitwächst oder schließlich zersprengt wird. Das im letzteren Falle frei werdende flüssige Secret bedingt die Klebrigkeit der Oberfläche. Meistens gehören die Drüsenhaare zu den kopfigen und der Sitz der Secretion ist der Kopf (Fig. 93 u. 94, S. 141). Nach de Bary ist im Innern der Zelle von dem Secrete nichts zu finden, dasselbe entsteht also in der Zellmembran selbst. Nach Behrens soll dagegen in den Drüsenhaaren von Pelargonium etc. das Protoplasma einen Oeltropfen ausscheiden, welcher sich zwischen jenem und der Zellwand ansammelt; in alten Drüsen bildet sich eine Cellulosewand, welche den Oeltropfen gegen das Protoplasma abgrenzt. Bei Ononis soll das im Protoplasma gebildete dünnflüssige Oel durch die Außenmembran der Zelle durchtreten. Als kopfige Drüsenhaare treten besonders ein- oder mehrzellige Haare oder Zotten auf, wobei der Kopf ein- oder mehrzellig sein kann. Beispiele bieten besonders die Labiaten, Hyoscyamus, Primula sinensis, viele Compositen, Pelargonium, Cannabis etc. Als Beispiel von Drüsenschuppen seien die Hopfendrüsen an den weiblichen Blüthenständen des Hopfens genannt: vielzellige schildförmige Schuppen, welche conisch vertieft, aber von der conisch emporgetriebenen Drüsenblase überragt werden, so dass sie wie zwei mit den Grundflächen auf einander gesetzte Kegel aussehen (Fig. 95 g). Als Drüsenflecken bezeichnet de Bary eng umschriebene Oberhautstellen, wo sämmtliche Epidermiszellen blasigdrüsige Beschaffenheit annehmen. Letztere sind hier kleiner und protoplasmareicher als auf der übrigen Hautfläche und von gestreckt prismatischer oder kegelförmiger Gestalt, also mehr oder weniger papillenartig; manchmal sind sie sogar zu dichtstehenden gleich hohen kugeligen Kopfhaaren ausgewachsen. Die Entstehung und Befreiung des Secretes erfolgt hier in derselben Weise wie bei den Drüsenhaaren. Hierher gehören vor allen die als Nectarien bezeichneten, eine Lösung von Zucker oder Zucker und Gummi ausscheidenden oberflächlichen Stellen in vielen Blüthen, an den Nebenblättern von Vicia-Arten, an der Basis der Blattstiele der Acacia-Arten. Eine Mittelbildung zwischen Oberhaut-Nectarien und intercellularen Secretbehältern (s. unten) sind die sogenannten Septaldrüsen in den Scheidewänden der Fruchtknoten der Liliifloren und Scitamineen, welche hier die Nectarien vertreten. Ihre Entstehung beruht auf theilweiser Nichtverwachsung der Fruchtblätter; durch einen schmalen Kanal münden sie nach außen und lassen den Nectar nach dem Blüthenboden ausfließen. Endlich kann sogar auf der glatten Epidermis drüsige Wandstructur auftreten; die ganze Oberfläche eines Pflanzentheiles nimmt dann klebrige Beschaffenheit an und stellt eine Drüsenfläche nach de Bary's Bezeichnung dar. Soweit bekannt, erfolgt auch hier die Bildung des Secretes in gleicher Weise wie in den bisher betrachteten Fällen. Hierher gehören die klebrigen jungen Triebe der Betula alba, wo die drüsige Beschaffenheit von den schildförmigen Drüsenschuppen aus über die ganze Epidermis geht, die klebrigen Stengelpartien unter den Knoten von Lychnis viscaria und anderen Sileneen, ganz besonders aber die bei Holzpflanzen

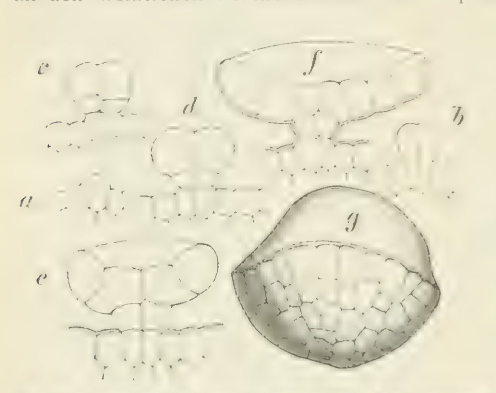


Fig. 95. Entwickelung der Hopfendrüsen auf den Zapfenschuppen von Humulus Lupulus; successive Stadien in der Reihenfolge der Buchstaben a—f. 320fach vergrößert. Nach Rauter; g die fertige Drüse, schwach vergrößert. Nach Tschirch.

und Kräutern weit verbreiteten klebrigen Ausschwitzungen, mit welchen alle Theile der Laubknospen überzogen sind. Die letzteren rühren, wie Hanstein gezeigt hat, daher, dass mehr oder weniger die ganze Epidermis in der bereits beschriebenen Weise unter der Cuticula eine gummiartige oder aus Gummischleim und Balsamtropfen gemischte Substanz erzeugt, welche die Cuticula sprengt und dann frei hervortritt, um die Knospentheile zu überziehen und zu verkleben. Die unverletzte innere Zellmembranschicht kann sogar nochmals eine Cuticula bilden, unter der wieder eine Secretschicht entsteht. Nur die glatte Epidermis ohne Betheiligung von Haarbildungen erzeugt die Ausschwitzung z. B. an den Knospenschuppen und jungen Laubblättern der Pappeln. In den meisten Fällen sind aber Drüsenhaare die Erzeuger des Secretes. Hanstein nennt dieselben Leimzotten (Colleteren); es sind vielzellige, kurzgestielte Trichome, welche nach oben bald bandförmig, bald kopfförmig erweitert sind. Die Colleteren erreichen schon frühzeitig in der Knospe ihre volle Ausbildung, wenn die Theile, aus denen sie entspringen, noch sehr jung sind und fast nur noch aus meristematischem Gewebe bestehen. Von den Leimzotten aus setzt sich die Secretion mehr oder weniger über die ganze Epidermis der betreffenden Theile fort. — Alle hier erwähnten Hautdrüsen stimmen darin überein, dass die Außenwand der Epidermis- oder Haarzellen es ist, in welcher das Secret entsteht. Im Gegensatz hierzu unterscheidet de Bary als Zwischenwanddrüsen diejenigen wenigen Fälle, wo das letztere in den Wänden zwischen benachbarten Zellen auftritt. Dies ist z. B. der Fall an den Drüsenschuppen der Rhododendron-Arten. Diese flach kreiselförmigen Gebilde, welche mit kurzem Stiele einer Grube der Hautfläche eingefügt sind, bestehen aus zahlreichen vom Stiele aus radial divergirenden und gestreckten Zellen, welche zwischen ihren beiden Enden stark verschmälert sind und dadurch weite Zwischenräume bilden, welche von dem Secrete ausgefüllt werden.

Die Digestionsdrüsen der insektenverdauenden Pflanzen, wie Drosera, Dionaea, Pinguicula, Nepenthes, von denen in der Physiologie näher zu reden ist, sind insofern abweichend als hier das secernirte eiweißlösende Ferment nicht zwischen Cuticula und Cellulosehaut, sondern auf der freien Oberfläche der Cuticula auftritt.

e. Das eigenartigste Organ, welches aus Trichomen geschaffen werden kann, sind die den Fortpflanzungszwecken dienenden Sporangien der Farne, welche allein aus Epidermiszellen der Wedel hervorgehen, also unter den Begriff der Trichome fallen. Von ihnen ist in der Morphologie die Rede.

Die Spaltöffnungen (stomata). In der Epidermis der Luftorgane befinden sich in bestimmter Vertheilung zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen Paare von Zellen, welche an den einander zugekehrten Seiten zwischen sich eine luftführende Spalte offen lassen (vergl. Fig. 84, S. 131). Jeder solche Apparat wird mit dem vorstehenden Namen bezeichnet; die beiden Zellen heißen die Schließzellen. Die Spalte bildet eine offene Communication zwischen der Außenluft und einem an ihrer Innenseite gelegenen erweiterten Intercellularraum, den man die Athemhöhle nennt (Fig. 96, S. 144) und welcher mit dem Intercellularsystem des Pflanzentheiles in Verbindung steht. Die Bedeutung der Spaltöffnungen liegt also darin, dass sie offene Poren, Ventile, für Ein- und Austritt von Gasen sind, und man kann sie deshalb mit de Bary auch als Luftspalten bezeichnen: die Luft, welche ein Pflanzentheil in den Intercellulargängen seiner Binnengewebe enthält, steht durch unzählige in der Haut befindliche Poren mit der Luft in der Umgebung der Pflanze in directem Verkehr.

Die Spaltöffnung (Fig. 96) hat in der Flächenansicht meist ungefähr

elliptische, seltner fast kreisrunde Form; die Schließzellen sind daher halbmondförmig gekrümmt und bilden an ihrer concaven Seite die

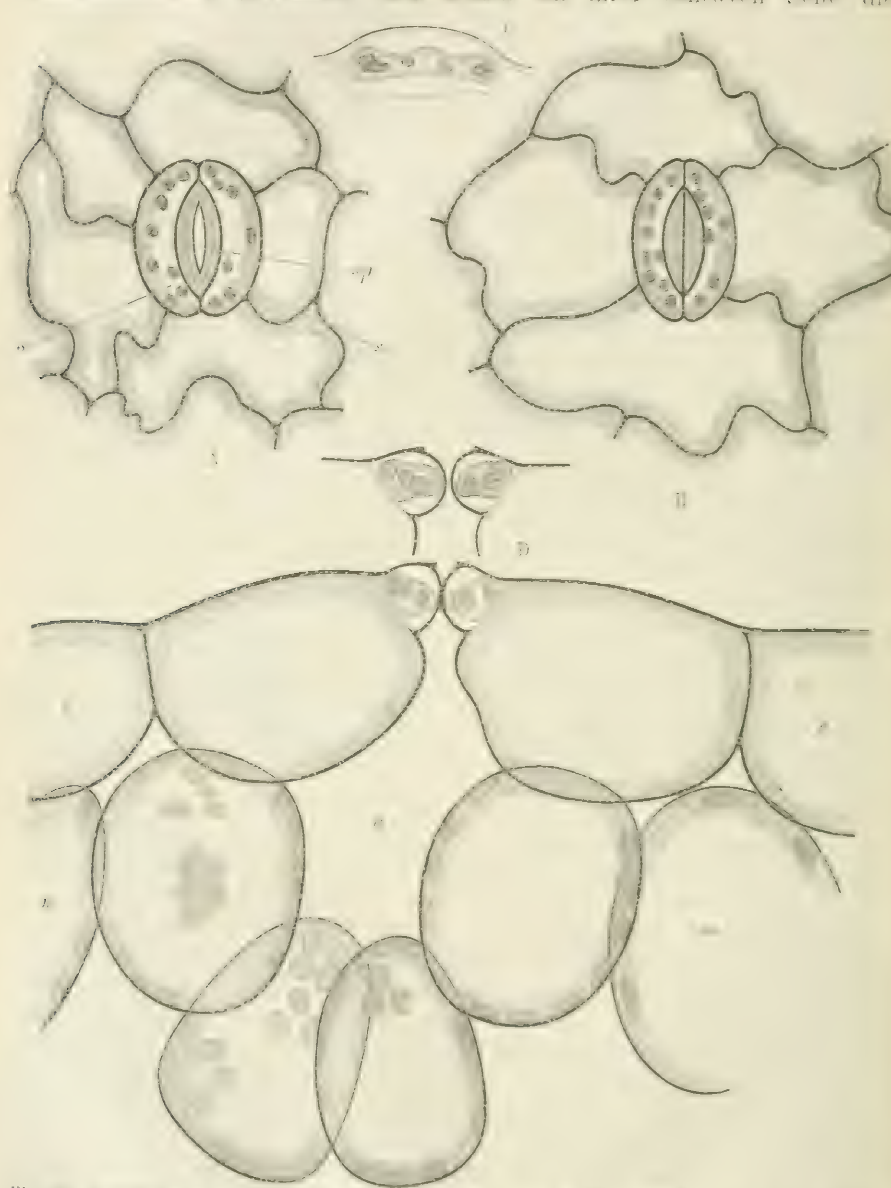


Fig. 96. Spaltöffnungen des Blattes von Beta vulgaris. *A* und *B* zwei Spaltöffnungen in der Ansicht von der Oberfläche des Blattes, [illegible] [illegible] die Spalte zeigen, *e*—*e* die Epidermis, *m m* chlorophyllhaltige Mesophyllzellen, *a* ein zur Athemhöhle erweiterter Intercellulargang. In den Schließzellen sind überall Chlorophyllkörper zu sehen.

Spalte, während sie an ihren Enden unter sich und an ihren convexen Seiten mit den angrenzenden Epidermiszellen fest verbunden sind. Betrachtet man die Spaltöffnung im Querschnitte, so erscheint jede Schließzelle im Allgemeinen rund oder in Form einer gegen die Spalte verschieden geneigten Ellipse, und jede zeigt in den meisten Fällen zwei leistenförmige Vorsprünge, welche von der Cuticula der Membran der Schließzelle gebildet werden, nämlich einen auf der Außen- und einen meist kleineren oder fehlenden auf der Innenseite (Fig. 96, S. 144). Dieselben sehen im Querschnitte der Schließzelle wie spitze Zähnchen aus; sie gehen entlang der Spalte, sind aber an den Enden der letzteren continuirlich verbunden. Durch diese Leisten ist eine äußere Mündung, der Eingang mit einem Vorhof, und eine hintere, der Ausgang mit dem meist viel kleineren Hinterhof abgegrenzt, und aus jenem in diesen führt die eigentliche Spalte. An den beiden Leisten ist die Membran der Schließzellen am stärksten verdickt, während die übrige Wand erheblich weniger verdickt ist; besonders dünn ist die an die benachbarte Epidermiszelle grenzende Wand, was damit zusammenhängt, dass von dieser Seite aus Wasser und Nährstoffe der Schließzelle zugeführt werden müssen. Die Querschnittsform der Schließzellen, sowie Form- und Größenverhältnisse der Membranleisten und des Vor- und Hinterhofes sind je nach Species überaus wechselnd. Sehr auffallend sind die Schließzellen durch ihren Inhalt von den übrigen Epidermiszellen unterschieden, indem sie sehr reich an Protoplasma und mit Chlorophyll, sowie mit Stärkekörnchen versehen sind. Mit diesen Verhältnissen hängt zusammen die hohe Turgescenzfähigkeit der Schließzellen, die wiederum den Oeffnungs- und Schließungsmechanismus der Spaltöffnung bedingt, wovon in der Physiologie die Rede sein wird.

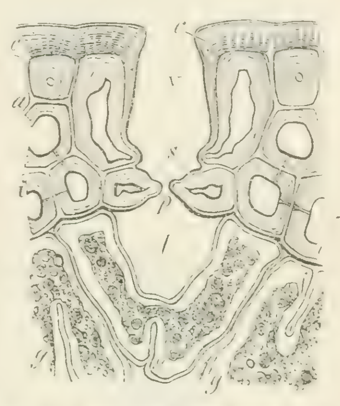


Fig. 97. Stelle eines Querschnittes durch das Blatt von Pinus Pinaster, wo eine Spaltöffnung *p* mit den beiden Schließzellen *s* sich befindet, welche hinter einem grübchenförmigen Vorhof *v* und über der Athemhöhle *l* liegen; *c* cuticularisirte Schicht der Epidermis; *a* Mittellamelle; *i* innere Verdickungsschichten der Zellen unter der Epidermis; *g* chlorophyllhaltiges Parenchym des Blattes. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

Bemerkenswerthe Verschiedenheiten zeigt die Lage der Spaltöffnung innerhalb der Epidermis. Wo Schließ- und Epidermiszellen von gleicher Höhe sind, liegen die Außenflächen beider ungefähr in derselben Ebene, und auch wo die Schließzellen viel geringere Höhe haben, was in den meisten Fällen zutrifft, findet die nämliche Lagerung statt; besonders für weiche krautartige Theile ist dies die gewöhnliche Regel. Selbst über die Epidermisfläche hinaus können Spaltöffnungen gehoben sein, wie z. B. bei Nerium, Helleborus, vielen Labiaten etc. Bei vielen derben lederartigen Blättern und Stengeln, wie z. B. bei den Coniferen, Cycadeen, Proteaceen, Ficus elastica, Aloë, Agave etc., liegen dagegen die relativ kleinen

Schließzellen so, dass ihre Innenwände mit denen der Epidermiszellen annähernd in eine Ebene fallen; sie sind also in den Boden eines Grübchens hinabgedrängt, welches von außen zum Spalteneingang führt. Dieses Grübchen ist also von den benachbarten Epidermiszellen umgrenzt und wird an seinem Außenrande nicht selten noch durch Vorsprünge letzterer überwölbt und verengt (Fig. 97, S. 145).

Die an die Schließzellen angrenzenden Epidermiszellen sind bei manchen Pflanzen in Form und Größe von den übrigen Epidermiszellen abweichend, nämlich mehr oder weniger den Schließzellen ähnlich und daher wohl auch in ihrer Function die letzteren unterstützend. Solche eigenartige Nachbarzellen werden die Nebenzellen der Spaltöffnung genannt.

Die Entstehung der Spaltöffnung findet schon in frühem Alter statt, zu der Zeit, wo der meristematische Zustand des Pflanzentheiles in denjenigen der Dauergewebe übergeht. Jede Spaltöffnung nimmt ihren Ursprung aus einer Mutterzelle, welche sich mehr oder weniger abzurunden sucht und aus welcher die Schließzellen durch Theilung hervorgehen, worauf durch Auseinanderweichen der Theilungswand in ihrem Mitteltheile die Spalte entsteht. Diese Mutterzelle geht natürlich aus einer Dermatogenzelle hervor, aber auf verschiedene Weise: immer wird eine Zelle, die sogenannte Initiale der Spaltöffnung gebildet, und zwar stets durch eine zur Epidermisfläche rechtwinklig stehende Wand; diese geht entweder in gerader Richtung von einer Seitenwand zur anderen, oder setzt sich bogig bis U-förmig gekrümmt mit ihren beiden Enden einer oder zwei Seitenwänden an, so dass die Initiale von einer mehr oder weniger hufeisenförmigen Epidermiszelle umgeben wird; oder endlich

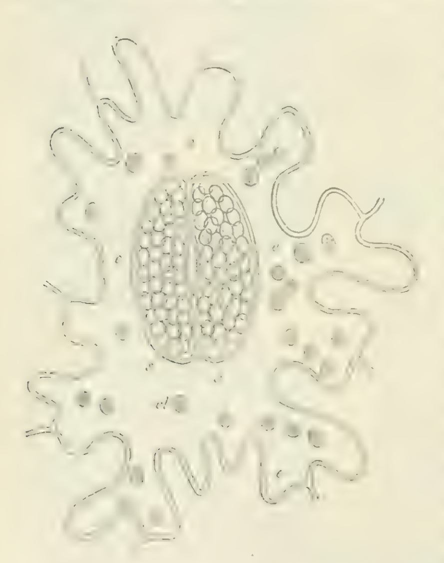


Fig 98. Flächenansicht der Spaltöffnung von Aneimia fraxinifolia mit der sie umgebenden Epidermiszelle e; $s\,s$ Schließzellen. Nach Sachs.

sie hat die Gestalt eines geschlossenen Ringes, welcher mit der Seitenwand nur noch an einem Punkte oder gar nicht mehr in Berührung steht, so dass die Initiale rings umgeben ist von einer einzigen ringförmigen Epidermiszelle, aus welcher sie gleichsam herausgeschnitten ist wie ein Stück aus einem Kork durch den Korkbohrer, wie es bei manchen Farnen, besonders bei Aneimia der Fall ist (Fig. 98). Die durch diese Theilung erzeugte Initiale ist bei vielen Pflanzen (Iris, Hyacinthus, Orchis, Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, Commelynaceen, Proteaceen, Coniferen, Cycadeen, Farne etc.) unmittelbar die Mutterzelle der Spaltöffnung.

und dann findet in den begrenzenden Epidermiszellen entweder keine weitere Theilung statt oder es erfolgen solche und es werden dadurch je nach Richtung und Zahl dieser Theilungen zwei, vier oder mehr

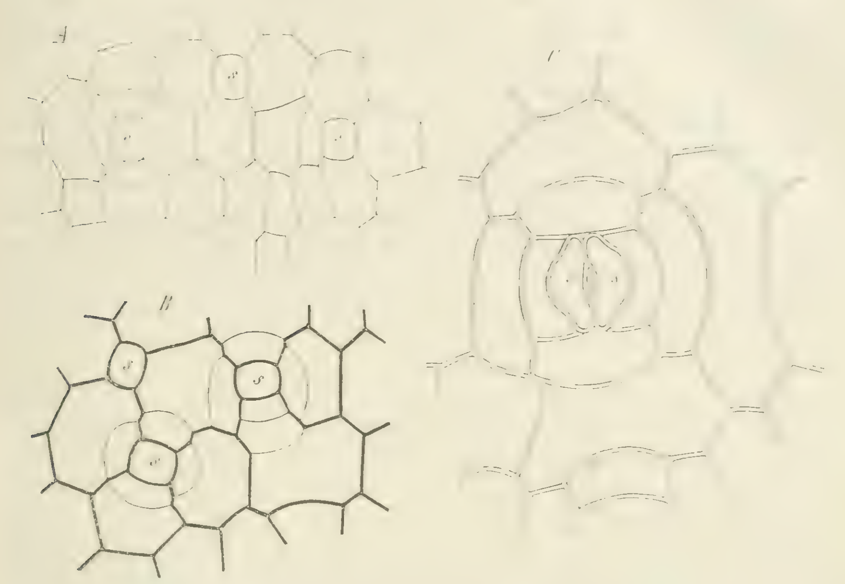


Fig. 99. Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatte von Commelyna coelestis. *A* sehr jung, *B* beinahe fertig; *s s* in *A* und *B* die Mutterzellen der fertigen Spaltöffnung in *C*, wo *s s* die Schließzellen bedeuten. In *A* und *B* entstehen successiv die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Nach Sachs.

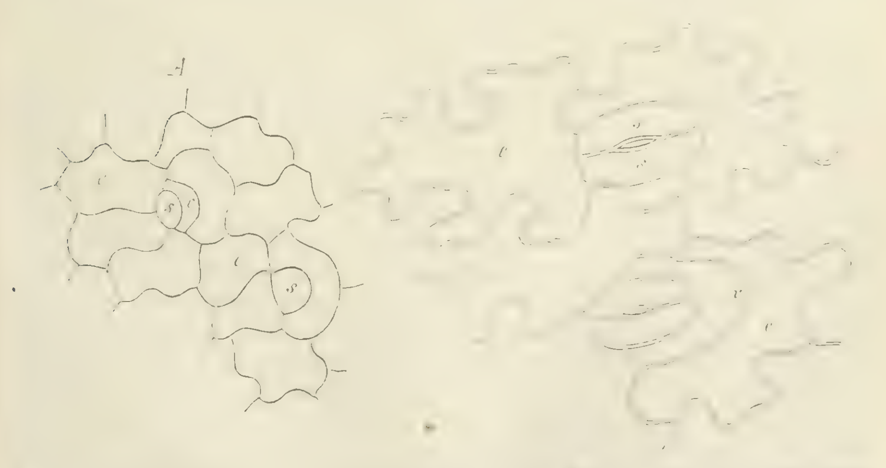


Fig. 100. Entwickelung der Spaltöffnungen des Blattes von Pteris flabellata; *A* sehr jung, *B* fast fertig; *e* Epidermiszellen, *v* vorbereitende Zelle, *s* in *A* die Mutterzellen der beiden Schließzellen *s s* in *B*. Nach Sachs.

Nebenzellen gebildet (Fig. 99). Bei vielen anderen Pflanzen ist die Initiale nicht die Mutterzelle der Spaltöffnung; sie theilt sich vielmehr,

und daraus gehen erst Mutterzelle und Nebenzellen hervor. Diese Theilungen erfolgen entweder durch eine oder mehrere bogige bis U-förmige Wände (manche Farne [Fig. 100, S. 147], Equisetum, Mercurialis, Thymus und andere Labiaten) oder durch successiv nach drei Richtungen gestellte Wände, wodurch ein ein- oder mehrfacher Nebenzellgürtel entsteht (Papilionaceen, Solanaceen, Asperifoliaceen, Cruciferen, Crassulaceen (Fig. 101), Begoniaceen.

Die Spalten der Spaltöffnungen sind, auch wenn sie am weitesten geöffnet sind, doch von sehr geringer Weite: dieselbe beträgt z. B. nach Mohl bei den Lilium-Arten höchstens $^1/_{170}$ Millimeter, bei Zea mais höchstens $^1/_{178}$ Millimeter. Diese enorme Kleinheit wird aber durch die ungeheuer große Zahl der Spaltöffnungen ausgeglichen. Nach A. Weiss kommen an Laubblättern auf einen Quadratmillimeter bei 54 untersuchten Arten 1—100 Spaltöffnungen, bei 38 Arten 100—200, bei 39 Arten

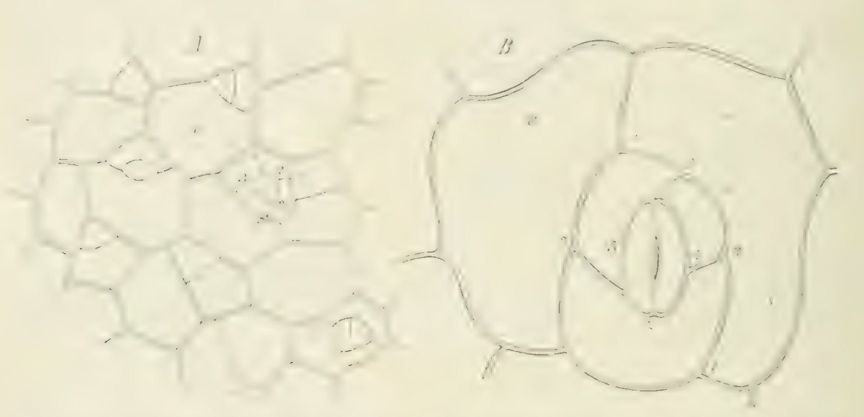


Fig. 101. Entwickelung der Spaltöffnungen des Blattes von Sedum purpurascens; A sehr jung, B beinahe fertig; cc Epidermiszellen; die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der vorbereitenden Zelltheilungen. Nach Sachs.

200—300, bei 9 Arten 400—500, bei 3 Arten 600—700 (an der Blattunterseite von Brassica rapa sogar 716).

Entsprechend ihrer Function als Luftventile sind die Spaltöffnungen fast ganz auf die Luftorgane beschränkt. Während sie auf unterirdischen und untergetauchten Organen nur ausnahmsweise und vereinzelt auftreten, z. B. den Wurzeln gänzlich fehlen und auf ganz jungen Kartoffelknollen und manchen Rhizomen spärlich vorkommen, sind sie auf allen Luftorganen zu finden, sogar bis zu den Blüthen, wo auf allen Theilen, selbst auf der Innenwand der Fruchtknotenhöhle diese Apparate auftreten können. Der Hauptort ihres Vorkommens sind aber immer die grünen von Luft umgebenen Assimilationsorgane, also die Laubblätter oder, wo diese fehlen oder gering entwickelt sind, die dieselben vertretenden grünen Stengelgebilde. Um so bemerkenswerther ist es, dass bei den chlorophyllfreien Landpflanzen Spaltöffnungen meist ganz fehlen oder nur sehr beschränkt auftreten, was eben damit zusammenhängt, dass diese

Gewächse gasförmige Nährstoffe nicht aufzunehmen und zu assimiliren brauchen. Die Vertheilung der Spaltöffnungen auf den Assimilationsorganen ist im Allgemeinen keine gleichmäßige. Dies betrifft zunächst ihr Vorkommen an der Ober- und an der Unterseite der Laubblätter. Sind die letzteren bilateral gebaut, d. h. in der unteren Blatthälfte aus luftreichem Schwammparenchym, in der oberen Hälfte aus dicht stehenden Palissadenzellen gebildet, so pflegen die Spaltöffnungen nur auf der unteren Blattseite und zwar in sehr großer Anzahl aufzutreten, auf der oberen Blattseite aber entweder ganz zu fehlen oder in auffallend geringerer Menge vorhanden zu sein. Wenn die flachen grünen Blätter aber auf beiden Seiten gleichen inneren Bau zeigen, wie z. B. bei Iris, bei manchen Acacia-Arten, oder wenn das Blatt überhaupt nicht zwei entgegengesetzte Flächen, sondern walzen- oder kegelförmige Gestalt besitzt, ist auch die Vertheilung der Spaltöffnungen allseitig gleichmäßig. Auch innerhalb einer und derselben Fläche eines Blattes oder Stengels sind die Spaltöffnungen oft ungleich vertheilt und angeordnet. Sie kommen nämlich nur an denjenigen Stellen der Epidermis vor, wo dieselbe über grünem mit Intercellulargängen durchzogenem Gewebe liegt, nicht dort, wo Sklerenchym oder Collenchym unter der Epidermis sich befindet. Daher finden sie sich an Internodien nur auf den grünen mit den Riefen und Kanten des Stengels abwechselnden Streifen, und fehlen an Blättern stets auf den Rippen; darum liegen sie z. B. bei den parallelnervigen Blättern der meisten Monocotylen in Längsstreifen, welche durch spaltöffnungsfreie Streifen getrennt sind, und stehen in jenen alle mit der Spalte der Längsrichtung des Blattes parallel, während sie an den mit netzförmigen Nerven durchzogenen Blättern der meisten Dicotylen in den verschiedensten Richtungen zerstreut stehen (vergl. Fig. 81).

Von den eigentlichen Luftspalten unterschied zuerst de Bary unter dem Namen W a s s e r s p a l t e n Organe, welche jenen in der Hauptsache gleich gebaut sind, aber in ihrer Spalte nicht Luft enthalten, sondern als Durchtrittsstellen für abgeschiedene Wassertropfen dienen, welche in manchen Fällen reichliche Mengen kohlensauren Kalkes enthalten, der dann über der Spalte zu Schüppchen eintrocknen kann. Sie sind in der Regel größer als die Luftspalten, ihre Schließzellen meist auch unbeweglich, oft überhaupt zeitig absterbend, und immer liegen sie über den Enden von Gefäßbündeln, welche ihnen das daraus sich ausscheidende Wasser zuführen. Darum finden sie sich besonders an den Spitzen der Blätter oder Blattzähne einzeln oder gruppenweise. Sie kommen bei zahlreichen Landpflanzen vor.

Die von allen eigentlichen Spaltöffnungen wesentlich abweichenden, allerdings auch dem Luftverkehr dienenden eigenthümlichen Poren in der Epidermis des Laubes von Marchantia werden in der Morphologie der Lebermoose berücksichtigt werden.

B. **Die Epidermis der Wasserorgane.** Bei den im Wasser untergetaucht wachsenden Stengeln und Blättern der Wasserpflanzen ist die Epidermis weit weniger verschieden von dem darunter gelegenen Gewebe als

bei den Luftorganen. Oft ist hier der lückenlose Zusammenhang der Zellen, der für die Epidermis auch dieser Organe zutrifft, das einzige auszeichnende Merkmal dieser Zellschicht. Denn hier enthalten auch die Epidermiszellen fast regelmäßig gleich den darunter gelegenen Zellen des Grundgewebes Chlorophyllscheiben in einem wandständigen, einen großen Saftraum umgebenden Protoplasmasack. Spaltöffnungen, desgleichen Haarbildungen fehlen hier in der Regel, und die Cuticula ist verhältnissmäßig sehr dünn, lauter Eigenschaften, welche deutlich zeigen, dass diese Epidermis nicht dieselben Functionen wie die der Luftorgane ausübt, was bei dem Aufenthalt im Wasser auch nicht möglich wäre; sie ist vielmehr an allen unter Wasser lebenden Pflanzentheilen zur Aufnahme im Wasser gelöster Nährstoffe bestimmt.



Fig. 102. Keimpflanze von Sinapis alba; A mit den an den Wurzelhaaren haftenden Bodentheilchen, B nach Entfernung derselben durch Abschwenken in Wasser. Nach Sachs.

C. **Die Epidermis der Ernährungswurzeln und anderer Organe gleicher Function.** Sämmtliche Wurzeln der Gefäßpflanzen mit Ausnahme der älteren dickeren Wurzeltheile und gewisser dem Wurzelsysteme angehöriger, besonderen Zwecken dienender Organe, wie der Wurzelknöllchen der Leguminosen, sind auf ihrer ganzen Oberfläche mit einer echten Epidermis bekleidet, welche, wie wir oben gesehen haben, dem Dermatogen des an der Wurzelspitze liegenden Meristems entstammt. Jene eben genannten Wurzeltheile, welche keine Epidermis mehr besitzen, haben dieselbe durch eine Korkschicht ersetzt und sind in Folge dessen einer Aufnahme in Wasser gelöster Nährstoffe nicht fähig. Die Ernährungsthätigkeit kommt nur den feineren, mehr fadenförmigen Wurzeln zu, welche in der Regel in großer Menge und großer Länge aus den stärkeren Wurzeln oder aus den Rhizomen der Pflanzen entspringen, und ist hier eben an das Vorhandensein der Epidermis gebunden, welche als das eigentliche Nahrungsaufnahme-Organ fungirt. Nur diejenigen Pflanzen, welche Mykorhizen besitzen, d. h. Wurzeln, denen die Nahrung durch einen Pilzmantel zugeführt wird, machen hiervon eine Ausnahme. Sie werden in der Physiologie näher betrachtet werden. Alle Eigenschaften der Wurzelepidermis stehen zu der Ernährungsthätigkeit in nächster Beziehung; und mit dieser überall gleichen Aufgabe stimmt auch die große Gleichartigkeit im Bau der Epidermis der Wurzeln der meisten Pflanzen überein; selbst das macht in der Beschaffenheit der Epidermis keinen wesentlichen Unterschied, ob die Wurzel dem Erdboden oder wie bei manchen Wasserpflanzen dem Wasser angehört. Auch die Epidermis der Wurzel ist eine einfache Schicht

lückenlos verbundener Zellen; letztere sind gewöhnlich von rechteckiger Form, und liegen mit dem größeren Durchmesser in der Längsrichtung der Wurzel. Spaltöffnungen fehlen hier vollständig, was bei der bekannten Bedeutung dieser Organe nicht anders zu erwarten ist. Der Wurzelepidermis schließen sich in der Regel auch lückenlos nach innen zu die Zellen der Wurzelrinde an, was offenbar die Ueberführung der von der Epidermis aufgenommenen Feuchtigkeit nach dem Inneren des Wurzelkörpers begünstigt. Die Zellen der Wurzelepidermis erweisen sich ihrer Beschaffenheit nach als Organe von großer diosmotischer Leistungsfähigkeit und zeigen auch noch in mehrfacher anderer Beziehung äußerst zweckentsprechende Einrichtungen für die Erwerbung der Nahrung. Ihre Membranen, auch die nach außen gekehrten, sind in der Regel sehr dünn und augenscheinlich für Wasser leicht durchlässig; eine scharf ausgeprägte Cuticula besitzen sie nicht, aber sie bestehen auch nicht aus reiner Cellulose, sondern nähern sich in ihrer ganzen chemischen Beschaffenheit einer Cuticula oder einer verholzten Membran; bis in die jüngste Zeit ist den Forschern diese auffallende, von den Oberhäuten der Luftorgane abweichende Natur der Wurzelepidermis entgangen; vielleicht bei allen Pflanzen färbt sich die ganze Haut der Epidermiszellen und oft auch die der nächst angrenzenden Rindezellen, etwa die jüngsten Partien hinter der Wurzelspitze abgerechnet, durch Chlorzinkjod nicht oder nicht deutlich blau und bleibt in concentrirter Schwefelsäure ungelöst. Der Inhalt der Epidermiszellen weist keine besonderen Bestandtheile auf, sondern besteht ganz und gar aus klarem Saft, welcher von

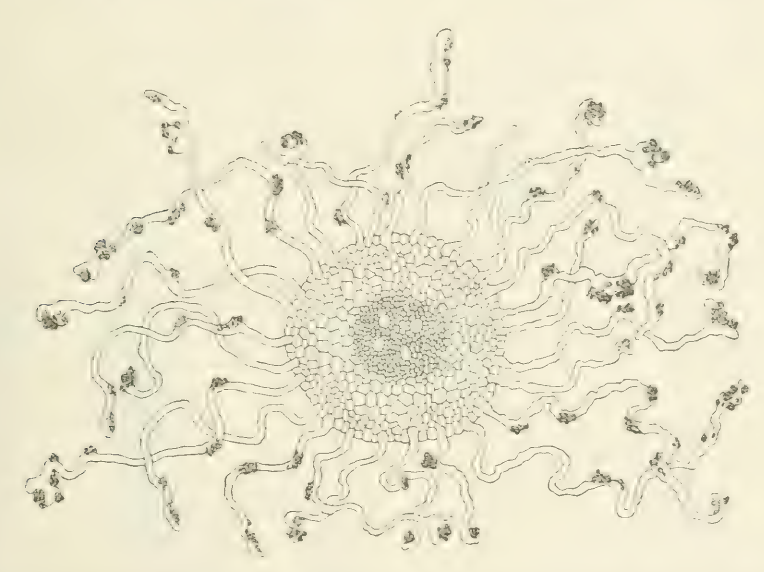


Fig. 103. Querschnitt einer im Boden gewachsenen Wurzel mit Wurzelhaaren, welche an vielen Punkten mit schwarz gehaltenen Erdpartikeln verwachsen sind. Schwach vergrößert.

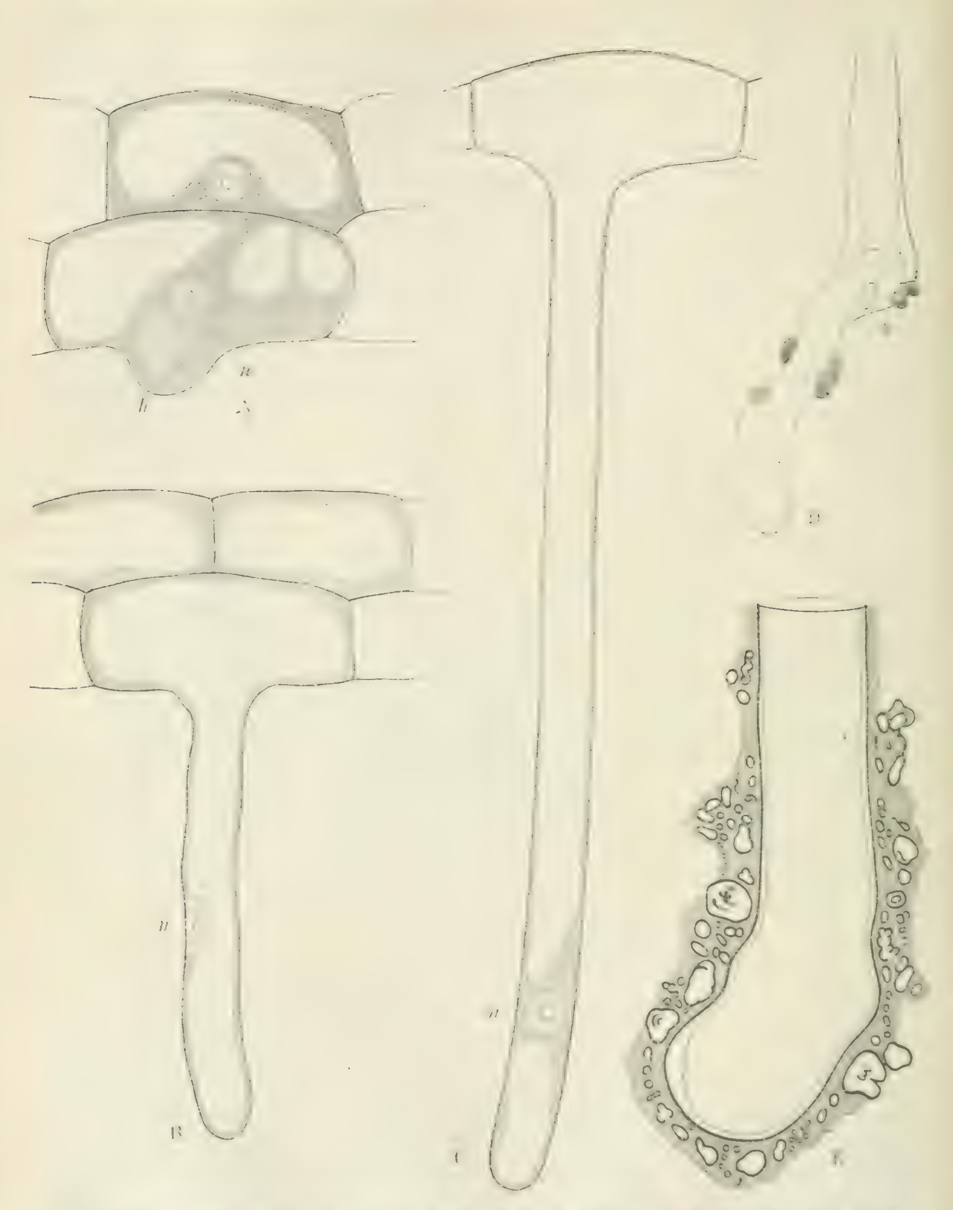


Fig. 101. Entstehung und Wachsthum des Wurzelhaares: *A* eine Epidermiszelle einer jungen Wurzel, soeben eine Ausstülpung *h* nach außen treibend, als Anfang des Wurzelhaares; die Epidermiszelle, ebenso die darunter liegende Rindenzelle enthalten Protoplasma, in welchem sich eben Vacuolen und Saftraum ausbilden; *n* Zellkern. — *B* und *C* zwei spätere Stadien, wo das Wurzelhaar durch Wachsthum sich verlängert hat und der ganze Saftraum immer von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben bleibt; in der Nähe der Spitze des Haares ist das Protoplasma am reichlichsten, daselbst auch der Zellkern *n*. — *D* Spitze eines ganz alten Wurzelhaares, noch feine Protoplasmastränge und den undeutlich werdenden Zellkern *n* enthaltend; außen einige angewachsene Bodenpartikel. — *E* Spitze eines Wurzelhaares, stark vergrößert, nach FRANK-SCHWARZ, um die (schraffirte) äußere gallertige Membranschicht zu zeigen, von welcher die Bodenpartikel festgehalten werden.

einem dünnen Protoplasmasack umkleidet wird, worin ein Zellkern vorhanden ist. Bei den meisten Pflanzen wird die Wurzelepidermis in ihrer nahrungaufsaugenden Thätigkeit noch durch besondere Organe verstärkt, welche in der Regel einen solchen Grad der Entwickelung erreichen, dass sie als die hauptsächlichen nahrungaufnehmenden Apparate zu gelten haben. Es sind dies die **Wurzelhaare** (Fig. 102, S. 150, Fig. 103, S. 151); man versteht darunter äußerst zarte enge Schläuche, welche mehrere Millimeter Länge erreichen können und einige Hundertel Millimeter Dicke besitzen und in außerordentlich großer Zahl aus der Wurzeloberfläche hervorwachsen. Der Wurzelspitze fehlen sie; aber nahe hinter derselben, da wo das Meristem in Dauergewebe übergeht, entstehen sie, und zwar dadurch, dass die Epidermiszellen meist auf der Mitte ihrer Außenwand sich ausstülpen, und dass die Ausstülpung durch fortdauerndes Spitzenwachsthum immer größere Länge und schlauchförmige Gestalt annimmt (Fig. 104, S. 152). Die Wurzelhaare sind hiernach echte Trichomgebilde. Ihrer Gestalt nach sind sie meist einfach, selten ein oder einige Male verzweigt, und wenn sie sich innerhalb des Erdbodens entwickelt haben, immer unregelmäßig gekrümmt und ungleichmäßig dick, weil sie bei ihrem Wachsthum in den Lücken und durch die Gemengtheile des Bodens hin sich durchdrängen müssen, und besonders auch weil sie vielfach an kleine Bodentheilchen sich anlegen oder sie umwachsen, und sogar mit ihnen verwachsen, wie in der Physiologie näher erörtert werden wird. Die Membran der Wurzelhaare ist immer von großer Dünne, chemisch von gleichem Verhalten wie die der Wurzelepidermiszellen, zeigt in der äußersten Schicht Vergallertung, wodurch die kleinsten Bodentheilchen dem Haar gleichsam eingeleimt werden, und ist stets ohne sichtbare Poren; Querwände fehlen den Wurzelhaaren, ihr Lumen ist mit dem der Epidermiszelle, aus der sie entspringen, eins. Das Wurzelhaar kann daher nur durch Diosmose Flüssiges von außen aufnehmen. Damit stimmt aber auch seine übrige Beschaffenheit überein: gleichmäßiger wässeriger Saft erfüllt Wurzelhaar wie Epidermiszelle, und ein continuirlicher, äußerst dünner Protoplasmasack zieht sich unter der ganzen Membran des Haares wie der Epidermiszelle hin. Bei der Entstehung des Wurzelhaares stülpt sich auch der Protoplasmasack zugleich mit der Membran aus und folgt ihr beim weiteren Wachsthum; gewöhnlich tritt auch der Zellkern mit in das Haar ein und rückt der wachsenden Spitze nach, wird aber in den älteren Haaren allmählich undeutlich. Eine mehr oder weniger lange Strecke der Wurzel ist immer mit dieser Haarbekleidung versehen; an den älteren Theilen, die sich nicht mehr an der Nahrungsaufnahme betheiligen, sterben auch die Wurzelhaare ab, aber bei einer sich verlängernden Wurzel entstehen hinter dem fortwachsenden Ende immer neue. Innerhalb der Erde wandert also der behaarte Wurzeltheil vorwärts und kommt fortschreitend mit solchen Bodentheilen in Berührung, welche vorher noch unberührt geblieben sind. Es leuchtet auch ein, dass durch die Wurzelhaare, welche die oft nur fadendünne Wurzel im Bereiche

eines Cylinders von mehreren Millimetern Dicke umgeben, ein gleicher Raum des Bodens bei der Ernährung in Anspruch genommen werden kann. Da überdies jedes einzelne Wurzelhaar in seiner ganzen Oberfläche der Aufsaugung fähig ist, so erhellt, wie durch diese Haare eine enorme Vergrößerung der aufsaugenden Oberfläche der Wurzel erreicht wird. Auch sehen wir in der That, dass Pflanzen, welche ein großes Wasserbedürfniss haben, wie die meisten krautartigen Gewächse, und besonders diejenigen, welche zur Beschaffung des nöthigen Wassers große Anstrengungen zu machen haben, wie die Pflanzen trockner Standorte, die stärkste Wurzelhaarbildung besitzen, während bei Pflanzen mit sehr schwacher Transpiration oder auf sehr nassen Standorten die Wurzelhaare häufig kürzer und spärlicher zu sein pflegen. Bei manchen Pflanzen, wie z. B. bei Allium und verwandten monokotylen Zwiebelpflanzen fehlen sie sogar gänzlich. In wie naher Beziehung aber die Wurzelhaare zur Aufnahme der Nahrung stehen, sehen wir daraus, dass dieselben auch an denjenigen Nicht-Wurzelorganen auftreten, welche die echten Wurzeln in ihrer Function ersetzen. So sind z. B. die Rhizome von Equisetum, und von Pteris aquilina, wo zwar echte Wurzeln vorkommen, aber das Rhizom augenscheinlich an der Nahrungsaufnahme theilnimmt, desgleichen das Rhizom von Corallorhiza, wo Wurzeln überhaupt fehlen, mit Wurzelhaaren besetzt. Bei niederen Pflanzenformen finden wir unter dem Namen Rhizinen Haarbildungen, welche nach Auftreten, Beschaffenheit und Function mit den Wurzelhaaren der höheren Pflanzen übereinstimmen: so am Vorkeim der Farne, bei den Moosen, bei Flechten.

D. Die Luftgewebehülle der Luftwurzeln und verwandter Organe. Die Luftwurzeln vieler tropischer Orchideen und Aroideen, welche auf den Aesten hoher Bäume wohnen, sind für das Leben in der Luft organisirt und besitzen ein von dem der gewöhnlichen Wurzeln ganz abweichendes, sehr eigenthümlich organisirtes Hautgewebe, welches zur Aufsaugung verdichteten Wasserdampfes aus der Luft bestimmt ist. Zwar sind diese Luftwurzeln zunächst Klammerorgane zur Befestigung der Pflanze; zugleich haben sie aber auch die Aufgabe, derselben Wasser und gelöste Stoffe zuzuführen. Zu diesem Zwecke sind sie von der sogenannten W u r z e l h ü l l e, velamen radicum, bekleidet, die als ein glänzend weißer schwammiger Ueberzug erscheint, weil ihre Zellen Luft enthalten. Sie entsteht hinter dem fortwachsenden Wurzelende aus dem Dermatogen und ist manchmal, z. B. bei Vanilla, nur einschichtig, wird aber in den meisten Fällen durch tangentiale Theilungen der Dermatogenzellen mehr- bis vielschichtig. Die Membranen dieser Zellen sind meist durch Spiralfasern verdickt, die in verschiedenartiger Form auftreten, und außerdem oft durch offene Poren durchlöchert, welche sowohl an den freien Außenwänden, als auch an den Nachbarwänden vorkommen; chemisch zeigen die Membranen die bei Wurzelepidermen gewöhnlichen, an verholzte Membranen erinnernden Eigenschaften. Oefters sind die Zellen der äußeren Schicht zu Papillen oder schlauchförmigen Wurzelhaaren ausgewachsen, besonders an der dem Substrate anliegenden

Seite. Sehr frühzeitig verschwindet aus diesen Zellen der ursprüngliche Inhalt, und es tritt Luft an dessen Stelle. Da die Wände dieser Zellen imbibitionsfähig sind und sogar offene Poren besitzen, so kann Wasser, welches durch Thaubildung an der Oberfläche der Wurzel entstanden ist, von der Wurzelhülle aufgenommen werden.

Ein ganz ähnliches Hautgewebe besitzen die Stengel der Torfmoose (Sphagnum). Eine äußere Zellschicht oder 2 bis 4 solche nehmen eine von den übrigen Stengelzellen ganz abweichende Beschaffenheit an: sie sind verhältnissmäßig sehr weit, haben dünne, oft durch Spiralfasern verdickte und durch große Löcher perforirte Membranen und enthalten im fertigen Zustande nur Luft oder Wasser, welches in ihnen durch Capillarität leicht emporsteigt (Fig. 105).

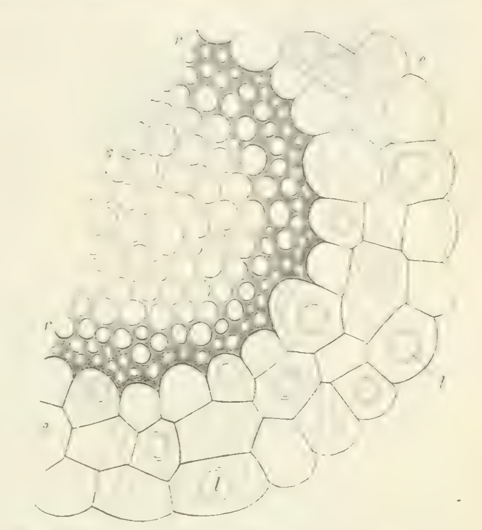


Fig. 105. Querschnitt des Stengels von Sphagnum cymbifolium; *e—e* das Hautgewebe, dessen Zellen durch die Löcher *l* communiciren; *x* innere Zellen mit farblosen weichen Wänden, *r* dickwandige Rindenzellen. 900fach vergrößert. Nach Sachs.

E. Die Hautgewebe der Samen und Schließfrüchte. Die Samen und trockenen Schließfrüchte (Nüsse, Achenien und Caryopsen) besitzen eine feste, harte Bedeckung, welche weder für den Gasaustausch eingerichtet ist, da sie keine Spaltöffnungen besitzt, noch auch der Aufnahme von Nährstoffen dienen kann, sondern nur den Zweck hat, dem weicheren inneren Theile des Samens Schutz gegen Druck und Reibung zu gewähren, und welche daher wohl auch die Bezeichnung Hautgewebe verdient. Bei den genannten Früchten stellt meist die ganze Fruchtschale, ohne dass eine distincte Epidermis durch besonderen Bau hervortritt, ein hartes Gewebe dar,

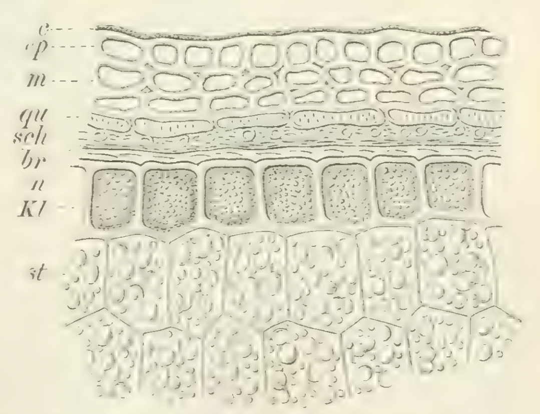


Fig. 106. Querschnitt durch die Randpartie des Weizenkornes *ep* Epidermis mit Cuticula *c*; *m* Mittelschicht, aus dickwandigen Zellen, *qu* Querzellen mit dicken getüpfelten Membranen; *n* die aus collabirten im jüngeren Zustande Nährstoffe enthaltenden Zellen bestehende Nährschicht; *Kl* die sogenannte Kleberschicht; *st* die Stärkemehl führenden Endospermzellen. Nach Tschirch.

dessen Zellen todt, inhaltsleer sind, aber sehr dicke, verholzte und oft noch durch anorganische Einlagerungen gehärtete Membranen besitzen, im Speciellen je nach Pflanzenarten von großer Mannigfaltigkeit (Fig. 106, S. 155). Bei den Samen vertritt der als Samenschale (testa) bezeichnete, den Embryo und das Endosperm umgebende Theil das Hautgewebe. Von den großen Mannigfaltigkeiten, welche im Baue der Samenschale herrschen, geben unsere Figuren 107—109 einige Beispiele. Meistens ist eine ganze Anzahl differenter Zellschichten in der Samenschale zu unterscheiden. Auch diese sind im reifen Zustande todte Zellen, welche nur durch ihre physikalische Beschaffenheit dem Samen als schützende Hülle dienen. Eine oder mehrere derselben sind die eigentlichen Vermittler der Festigkeit der Schale und können als Hartschicht bezeichnet werden. Sie fallen außer durch eine gewisse Größe und durch

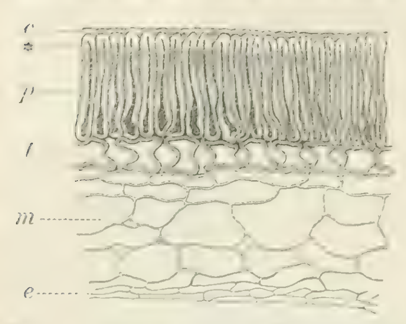


Fig. 107. Querschnitt durch die Samenschale der Erbse; *p* die palissadenförmigen Epidermiszellen, als Hartschicht entwickelt, mit sehr dicken Membranen, die bei * eine Lichtlinie zeigen, *c* die Cuticula; *t* trägerförmige Zellen; *m* schwammiges Parenchym. 160fach vergrößert. Nach J. MÖLLER.

Fig. 108. Querschnitt durch die Samenschale von Hyoscyamus niger; *e* die Epidermis als Hartschicht entwickelt; die Innen- und Seitenwände der Epidermiszellen sind stark verdickt, die Außenwand eingesunken, wodurch die netzförmige Zeichnung der Schalenoberfläche bedingt ist; *end* Endosperm, bei *q* die Hohlung desselben, worin der Embryo mit seinen beiden Cotyledonen *cc*. Bei *a* herausgefallene Aleuronkörner aus der Endospermzelle, stärker vergrößert. Nach TSCHIRCH.

Gestaltseigenthümlichkeit ihrer Zellen besonders durch außerordentlich stark verdickte und häufig verholzte Zellwände auf. Diese Hartschicht ist häufig die eigentliche Epidermis, also die oberflächliche Zellschicht, und besteht dann oft aus langen, palissadenförmig fest aneinander gestellten Zellen mit stark verdickten Seitenwänden, wie z. B. bei vielen

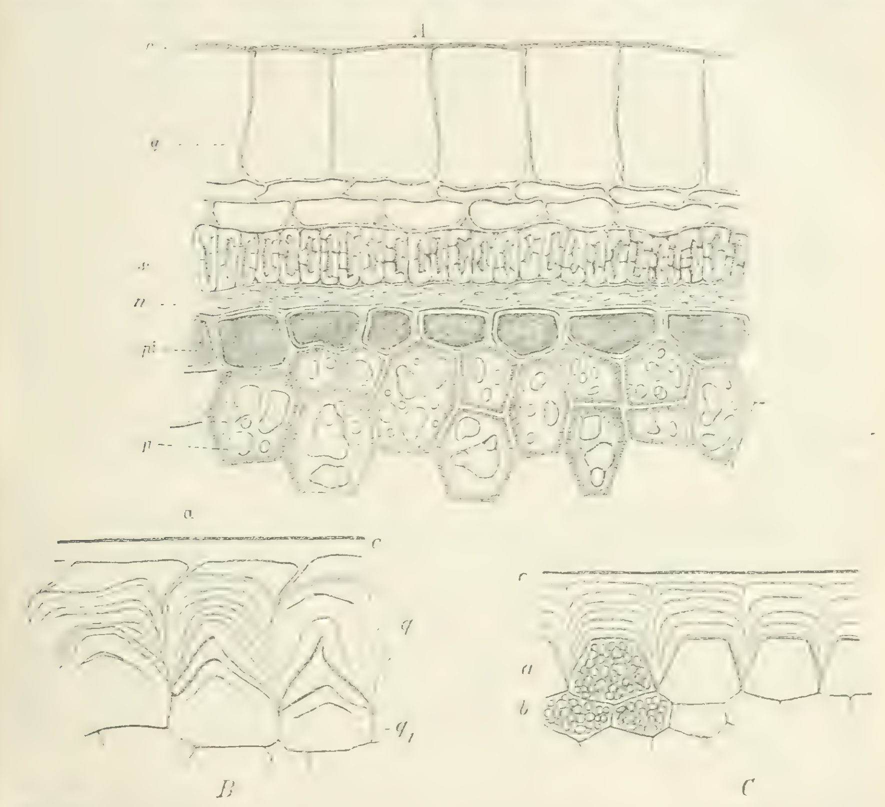


Fig. 109. Samenschale von Linum usitatissimum, mit Schleimepidermis. *A* vom reifen Samen ein Stück des Durchschnittes durch die Samenschale bis ins Endosperm. Erstere reicht von *c* bis *pi*; *q* ist die von der Cuticula *c* überzogene großzellige Epidermis, im gequollenen Zustande ganz mit homogenem Schleim erfüllt; *s* die Hartschicht, aus Sclereïden bestehend; *n* eine Schicht zusammengefallener Zellen, welche im jungen Samen die zur Ausbildung der Hartschicht nöthigen Stoffe enthielt, jetzt ausgeleert ist; *pi* die Pigmentschicht, deren Zellen einen die Farbe der Samenschale bedingenden Farbstoff enthalten. *B* ein Präparat der Epidermis in wenig Wasser enthaltendem Alkohol, welcher das Aufquellen des Schleimes verhindert, so dass man den letzteren als Verdickungsschichten theils der nach außen gekehrten Zellwand (*q*) theils der nach innen gekehrten (q_1) erkennt, zwischen denen bei *a* das zu einer Spalte verengte Lumen der Zelle sich befindet; *c* die Cuticula. *C* ein ebensolches Präparat aus einer jungen Samenschale, wo nur erst die äußeren Verdickungsschichten gebildet sind, das noch große Lumen der Zelle *a* mit Stärkekörnern gleich der darunter liegenden Zellschicht *b* erfüllt ist. Das Stärkemehl ist das Material, aus welchem die schleimigen Membranverdickungen gebildet werden.

Papilionaceen (Fig. 107, S. 156). Wo die Samenschale an der Oberfläche Sculpturen in Gestalt von Wärzchen, Leisten, Grübchen etc. erkennen lässt, da wird dies durch eigenthümliche Configuration der Zellen der Hart-Epidermis hervorgebracht, wie bei Datura, Hyoscyamus etc. (Fig. 108, S. 156). Oft sind aber eine oder mehrere tiefer liegende Zellschichten der

Samenschale als Hartschicht ausgebildet (Fig. 109), besonders da, wo die Samenepidermis eine besondere Structur zu anderen Zwecken annimmt. Die Farben, welche vielen Samenschalen eigen sind, haben meist in einer besonderen, ziemlich kleinzelligen Schicht, der Pigmentschicht, ihren Sitz. Häufig findet sich in den inneren Partien der Samenschale eine ein- oder mehrschichtige Lage von dünnwandigen Zellen, welche während der Reifung des Samens in ihrem dann ziemlich weiten Lumen Stärkekörner und andere Baustoffe enthalten; diese Inhaltsbestandtheile liefern das Material für die erst spät sich vollendende Ausbildung der Samenschale; sie sind daher im reifen Zustande daraus verschwunden und die nun entleerten Zellen sind oft bis zur Unkenntlichkeit zusammengedrückt; man kann diese Zellschicht als die Nährschicht bezeichnen (Fig. 106 und 109, *n*).

Manche Samen (Linum, Plantago, Cydonia, viele Cruciferen etc.) und manche Schließfrüchte (Salvia und andere Labiaten) besitzen eine Schleimepidermis (Fig. 109, S. 157); hier finden sich verschleimte Membranschichten, welche bei Benetzung des Samens mit Wasser aufquellen, die äußere Zellhaut sprengen und den Samen in Schleim hüllen; ihr Zweck besteht darin, den Samen an feuchten zur Keimung tauglichen Unterlagen festzuleimen. Diese Epidermiszellen sind ziemlich weitlumig; ihre dünne, nicht quellbare primäre Membran bekommt kurz vor der Reife Verdickungsschichten, welche gewöhnlich den Außen- und Seitenwänden nach innen aufgelagert sind und aus Pflanzenschleim bestehen (vergl. in der Zellenlehre S. 85). Manche Samen und Früchte besitzen auf der Oberfläche Haarbildungen, welche den Samen als Verbreitungsmittel dienen. Sie entstehen nach der gewöhnlichen Art aus den Epidermiszellen. Bald ist die ganze Samenschale damit bedeckt (die Baumwollenfasern sind z. B. die Haare der Samen der Baumwollenstaude), bald sind nur Haarbüschel oder Haarkronen an bestimmten Stellen des Samens oder der Früchte vorhanden, worüber Näheres in der Morphologie zu finden ist.

Literatur. 1. Ueber Epidermis der Luftorgane, Haare und Spaltöffnungen. H. v. Mohl, Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845. pag. 245, 252, 260. — Botanische Zeitg. 1856. pag. 704. — Cohn, De cuticula. Vratislaviae 1850. — Thomas, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IV. pag. 33. — Kraus, daselbst IV. pag. 305 und V. pag. 83. — Pfitzer, daselbst VII. pag. 561 und VIII. pag. 17. — Sanio, Botanische Zeitg. 1864. pag. 213. — de Bary, Botanische Zeitg. 1871. Nr. 9—11, 34—37. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877. pag. 31. — Westermeier, Ueber Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystemes. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIV. — Dufour, Notices microchimiques sur le tissu épidermique des végétaux. Bull. Soc. Vaud. sc. nat. XXII. Lausanne 1886. — Heinricher, Histologische Differenzirung in der pflanzlichen Oberhaut. Mittheil. des naturw. Ver. für Steiermark. 1886. — F. Darwin, On the relation between the „bloome" on leaves and the distribution of the stomata. Journ. Linn. Soc. XXII. 1886 pag. 99. — A. Weiss, Die Pflanzenhaare. Bot. Untersuch. aus dem physiol. Laborat. von Karsten 1867. IV. u. V. Heft. — Meyen, Secretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837. — Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung. Botanische Zeitg. 1868. pag. 697. — Rauter, Zur Entwickelungsgeschichte

einiger Trichomgebilde. Denkschr. d. Wiener Akademie 1871. — Martinet, Organes de sécrétion des végétaux. Ann. des sc. nat. 5. sér. V. 1872. — Uhlworm, Beiträge zur Entwickelung der Trichome. Botan. Zeitg. 1873. — Prillieux, De la structure des poils des Oléacées et des Jasminées. Ann. des sc. nat. 4. sér. V. 1. — Haberlandt, Zur Anatomie und Physiologie der pflanzlichen Brennhaare. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1886. pag. 123. — Reinke, Beiträge zur Anatomie der an den Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Secretionsorgane. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. X. — K. Müller, Einige Bemerkungen über die harzartigen Ausscheidungen der Birken. Botanische Zeitg. 1885. pag. 793. — Behrens, Die Nectarien der Blüthen. Flora 1879. — Ueber einige ätherisches Oel secernirende Hautdrüsen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. IV. 1886. pag. 400. — Grassmann, Die Septaldrüsen. Flora 1884. Nr. 7—8. — Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien. Berlin 1886. — A. Weiss, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IV. pag. 125. — Czech, Botanische Zeitg. 1865. pag. 101. — Strasburger, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 297. — Pfitzer, daselbst VII. pag. 532. — Rauter, Mittheil. des naturw. Vereins f. Steiermark. 1870. II. Heft 2. — Borodin, Botanische Zeitg. 1870. pag. 841. — Hildebrand, daselbst 1870. pag. 1. — Einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzenanatomie. Bonn 1861. — Prantl, Ergebnisse der neueren Untersuch. über Spaltöffnungen. Flora 1872. — Mahlert, Botanisches Centralbl. 1885. pag. 54. — Wilhelm, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1883. — Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Wien u. Leipzig 1889. pag. 241.

2. Ueber die Epidermis der Wasserorgane: Außer den allgemeinen Lehrbüchern: Schenk, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca botanica. I. Cassel 1886.

3. Ueber die Epidermis der Ernährungswurzeln, besonders Wurzelhaare: Frank-Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuch. aus dem bot. Inst. in Würzburg. I. Heft 2.

4. Ueber die Wurzelhülle der Luftwurzeln: Oudemans, Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen. Abhandl. d. Akad. zu Amsterdam. Math.-phys. Klasse IX. 1861. — Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. Wiener Akad. Math.-naturw. Classe. Bd. 24. 1864. pag. 179. — Nicolai, Das Wachsthum der Wurzel. Schriften d. phys. Ges. zu Königsberg. VII. (1865) pag. 66.

5. Ueber Hautgewebe der Samen: Chatin, Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine etc. Ann. des sc. nat. sér. 5. T. XIX. 1874. — Kudelka, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Frucht- und Samenschale unserer Cerealien. Berlin 1875. — Frank, Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. 1866. — Uloth, Ueber Pflanzenschleim und seine Entstehung in der Samenepidermis von Plantago maritima und Lepidium sativum. Flora 1875. — Fickel, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Samenschalen einiger Cucurbitaceen. Botan. Zeitg. 1876. pag. 738. — Lohde, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Schenk und Lürssen, Mittheilungen II. Leipzig 1875. — Haberlandt, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Samenschale, besonders der Gattung Phaseolus. Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. Wien. Bd. LXXV. 1. Abth. 1877. — Röber, Ueber Entwickelungsgeschichte und Bau einiger Samenschalen. Reichenbach i. V. 1877. — Bachmann, Darstellung der Entwickelungsgeschichte und des Baues der Samenschale der Scrofularineen. Nova acta der Kaiserl. Leop. Carol. Akad. XLIII. Nr. 1. — Marloth, Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen. Engler's Bot. Jahrb. IV. 1883. Heft 3.

§ 17. II. **Die aus Kork gebildeten Hautgewebe.** Das ursprüngliche Hautgewebe der Pflanze, die im Vorausgehenden betrachtete Epidermis, kann aus äußeren oder inneren Gründen verloren gehen: sehr häufig wird sie durch Verletzung local zerstört, und wenn Pflanzentheile, die bereits aus fertigen Dauergeweben bestehen, nachträglich noch ein

bedeutendes Wachsthum in die Dicke erfahren, so kann meistens die Epidermis, da sie ja ein Dauergewebe ist, nicht entsprechend mit wachsen, sondern zerreißt und geht zu Grunde. In solchen Fällen braucht die Pflanze ein neues Hautgewebe, welches einerseits die Function der Epidermis vertritt, d. h. Abschluss nach außen und Beschränkung der Wasserverdunstung in gleichem oder noch höherem Grade ermöglicht, andererseits aber auch die Fähigkeit besitzt, dem Dickenwachsthum unbeschränkt zu folgen. Thatsächlich entsteht denn auch in diesen Fällen ein solches Hautgewebe von eben diesen Eigenschaften. Der wesentliche Bestandtheil desselben ist Kork. Wir bezeichnen damit ein eigenthümliches aus verkorkten Zellen bestehendes Gewebe. Es ist bereits in der Zellenlehre von den verkorkten Zellmembranen die Rede gewesen und ihre chemische und physikalische Aehnlichkeit mit der Cuticula der Epidermis hervorgehoben worden. Eine aus Korkgewebe bestehende Haut theilt daher mit der Cuticula und den Cuticularschichten der Epidermis die große Resistenz gegen verschiedene Einwirkungen und die schwere Durchdringbarkeit für Luft, Wasser und Wasserdampf; sie gewährt also nicht bloß mechanischen Schutz, sondern verhindert auch die Verdunstung des Wassers. Die Korkzellen (Fig. 110) schließen ohne Intercellularräume fest zusammen, haben parallelepipedische, mehr oder weniger tafelförmige Gestalt, sind in rechtwinklig zur Oberfläche liegende radiale Reihen geordnet, verlieren meist frühzeitig ihren Inhalt und füllen sich mit Luft.

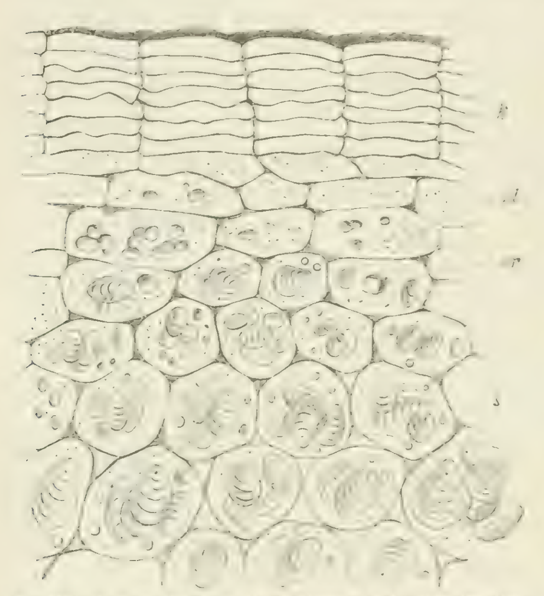


Fig. 110. Querschnitt durch die Randpartie [illegible]: k Korkschicht, [illegible] mit den Korkmutterzellen; [illegible] Zellen, [illegible]; [illegible]; s [illegible]. Nach [illegible].

Wenn saftige Organe höherer Pflanzen verletzt werden, so wird die Wunde meist durch Korkgewebe verschlossen. Dieses kann auf zwei, übrigens nicht scharf von einander unterschiedene Arten geschehen. Entweder entstehen in den noch unverletzten Zellen nahe unter der Wundfläche durch wiederholte Theilungen neue Zellen von der eben beschriebenen Form und Anordnung, welche sich in Korkzellen umwandeln; sie bilden eine feste Haut, welche das innere lebendige Gewebe von den äußersten verletzten Zellschichten trennt und

welche man als **Wundkork** bezeichnet. Verletzte Kartoffelknollen, Rüben und ähnliche Organe heilen gewöhnlich durch solchen Wundkork; derselbe ist dann immer so orientirt, dass er an den Wundrändern an das vorhandene Hautgewebe sich unmittelbar anschließt. Oder die unmittelbar an die Wunde angrenzenden unverletzt gebliebenen Parenchymzellen wachsen papillenförmig in die Wunde vor mit dem Bestreben, in gegenseitige feste Berührung zu kommen und die Wunde möglichst auszufüllen, und verkorken dann ebenfalls in ihrer Membran. Man nennt ein solches Gewebe **Callus**, genauer **Wundcallus**. Spalten- und stichförmige Wunden in Stengeln und Blättern, besonders auch Rindenwunden der Holzgewächse und daher auch die Schnittflächen der Stecklinge pflegen auf diese Weise zu heilen.

Bei allen Organen, welche ein lange anhaltendes Dickenwachsthum zeigen und daher ihre äußeren Gewebepartien zu gewisser Zeit verlieren, wie bei den mehrjährigen Stamm- und Wurzeltheilen der Coniferen und Dicotylen, sowie bei knollenförmigen Pflanzentheilen, wie bei den Kartoffelknollen, entsteht eine aus Korkzellen gebildete Haut schon vor der Zerstörung jener äußeren Gewebe, und wenn die letzteren aufreißen, verwittern und abfallen, ist die neue Hülle schon vorhanden. Man hat zur allgemeinen Bezeichnung derselben den Ausdruck **Periderm** eingeführt, unterscheidet aber darin zwei Gewebearten, nämlich das Peridermdauergewebe oder den eigentlichen **Kork** (suber), und das Peridermbildungsgewebe oder **Phellogen** oder **Korkcambium**. Das letztere besteht nicht aus verkorkten Zellen, es ist ein wirkliches Meristem, welchem die Aufgabe zufällt, die Korkschicht, welche wegen des fortschreitenden Dickenwachsthum des ganzen Organes oft zersprengt und abgeworfen wird, von innen her immer wieder zu regeneriren.

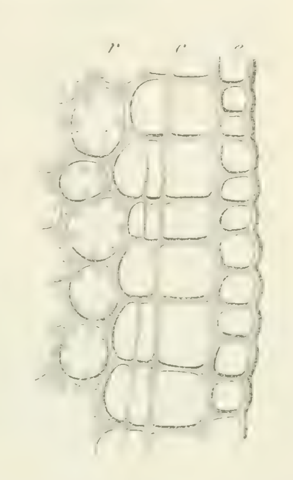


Fig. 111. Beginnende Peridermbildung an einem Zweige von *Anona cherimolia* im Querschnitt. *e* Epidermis, *k k* Korktheilungen, *r* chlorophyllhaltiges Rindenparenchym. Nach Sachs.

Die Peridermbildung beginnt damit, dass in einer einfachen Zellschicht, welche der abzuschließenden Fläche parallel liegt, tangentiale, d. h. parallel zu dieser Fläche gerichtete Zelltheilungen eintreten (Fig. 111). Diese Initialschicht ist entweder, jedoch selten, die Epidermis selbst (Salix, Pomaceen), oder eine unmittelbar unter der Epidermis oder etwas tiefer liegende Schicht des Rindenparenchyms (Fig. 112, S. 162); letzteres ist der gewöhnliche Fall bei den Holzpflanzen.

Bei den stärkeren Wurzeln der Coniferen und dicotylen Holzpflanzen, desgleichen auch bei den dick werdenden Wurzeln dicotyler Kräuter,

zum Beispiel bei den Pfahlwurzeln der Papilionaceen, entsteht eine Korkschicht in großer Entfernung von der Oberhaut, nämlich in dem unter der Endodermis (s. unten) liegenden Pericambium. In Folge dessen wird die gesammte primäre Rinde der Wurzel sammt ihrer Epidermis aus dem Säfteverkehr ausgeschaltet, stirbt unter Bräunung der Zellmembranen ab und geht rasch verloren (Fig. 113, S. 163). Es ist dies der oben erwähnte Fall, wo der ganze sich so verändernde Wurzeltheil nicht mehr an der Nahrungsaufnahme sich betheiligt; er ist jetzt von einer undurchlässigen Korkhaut umschlossen und dient nur noch der inneren Fortleitung von Stoffen in seiner Längsrichtung. Der Vorgang bei jeder Peridermbildung ist nun folgender. Von den durch die erste Theilung der Korkinitialzelle erzeugten zwei Zellen wird in der Regel die äußere zu einer Korkzelle, während die innere dünnwandig, protoplasmareich und bildungsthätig bleibt, also zu einer Phellogenzelle wird, die sich durch regelmäßige Tangentialwände fortgesetzt weiter theilt. In Folge dessen erscheinen die Korkzellen von Anfang an in sehr regelmäßigen zur Oberfläche des Pflanzentheiles senkrechten, also in Radialreihen angeordnet. Zugleich gestattet aber der meristematische Charakter des Phellogens auch in tangentialer Richtung ein Wachsthum und eine Zellvermehrung durch radiale Wände, wovon denn auch in höchst zweckmäßiger Weise immer in dem Maße Gebrauch gemacht wird, als das Periderm dem zunehmenden Umfang des Pflanzentheiles folgen muss, so dass thatsächlich hier die Haut mit dem ganzen Organ selbst schritthaltend wächst. In manchen Fällen gehen aus dem Phellogen, welches immer an der Innenseite des Periderms liegt, nicht bloß nach außen Korkzellen sondern auch nach innen Rindenparenchymzellen hervor, welche von den ursprünglichen Rindenzellen nur durch ihre Entstehung abweichen und ähnlich wie die Korkzellen in radialen Reihen liegen. Auf diese Weise wird das Rindengewebe mancher dicotyler Holzpflanzen verdickt durch die aus dem Phellogen hervorgehenden

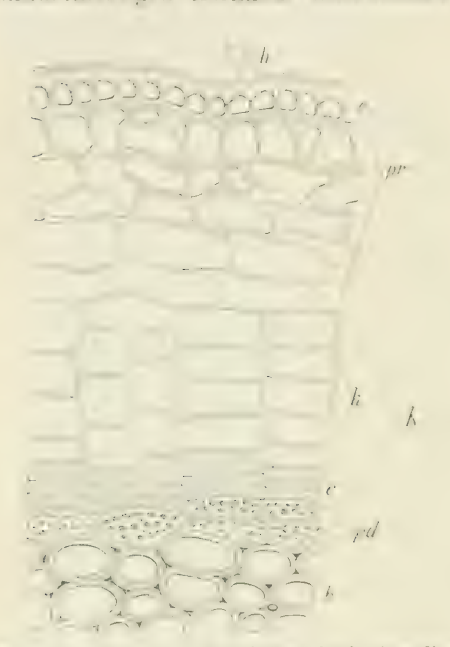


Fig. 112. Theil eines Querschnittes durch einen diesjährigen Zweig von Ribes nigrum mit beginnender Korkbildung; *c* Epidermis, *h* Haar, *b* Bastzellen, *pr* Rindenparenchym; *k* das gesammte [illegible] des Phellogens *c*, nämlich *k* die in radialen Reihen geordneten Korkzellen, welche aus *c* in centrifugaler Richtung entstanden sind; *pd* das Phelloderm, d. h. chlorophyllhaltige Zellen, welche aus *c* in centripetaler Richtung entstanden sind. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

Gewebeschichten, welche SANIO als Korkrindenschicht oder Phelloderm bezeichnet. Das Phelloderm wird meist zu chlorophyllhaltigen Zellen, wie bei Salix, Fagus etc. (Fig. 112, S. 162), oder zu dickwandigen mechanisch wirkenden Zellen, z. B. bei Canella alba. Auch in den

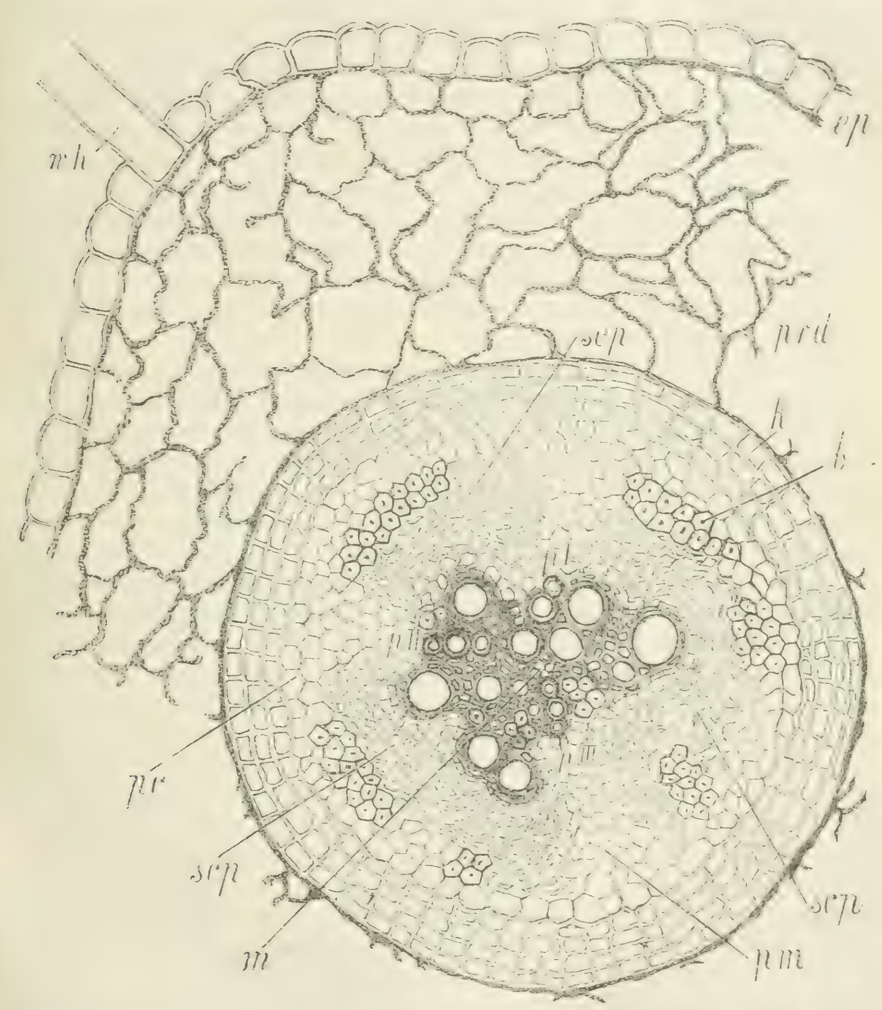


Fig. 113. Querschnitt durch eine junge Wurzel von Glycyrrhiza glabra, im Begriff die primäre Rinde *prd* abzuwerfen; *ep* Epidermis, *wh* Wurzelhaar; *K* der pericambiale Kork; *pc* das Pericambium; *b* Bastzellgruppen, *scp* Siebtheil: *pI*, *pII*, *pIII* die primären Gefäßplatten, *m* Mark, *pm* primäre Markstrahlen. Nach TSCHIRCH.

Wurzeln kann das Phellogen neben Korkzellen auch nach innen Phelloderm erzeugen, woraus sich eine meist schmale secundäre Rinde bildet. Das Phellogen stellt bisweilen seine Thätigkeit nach einiger Zeit ein und wird selbst zu Kork; so besonders bei der Borkebildung in den äußeren Korklagen, wenn bereits innere angelegt worden sind.

Bezüglich der Beschaffenheit der Korkzellen der Periderme ist noch hinzuzufügen, dass dieselben nicht immer Luft, sondern häufig gelbe oder braune Inhaltsstoffe, die das Lumen oft ganz ausfüllen, enthalten; dieselben zeigen oft Gerbstoffreaction oder gehören zu den Abkömmlingen der Gerbstoffe, zu den Phlobaphenen. Auch die Membranen der Korkzellen sind oft braun gefärbt. Wenn ein Kork aus farblosen, luftführenden Zellen besteht, so erscheint er weiß, wie bei der Birke. Manche Korkzellen sind sehr dünnwandig, z. B. die des Kartoffelknollens; bei den meisten Holzpflanzen sind sie dickwandiger, und zwar bald ringsum gleichmäßig (Fagus), bald in der äußeren (Salix), bald in der inneren Wand (Mespilus) stärker verdickt. Bei manchen Pflanzen finden sich im Periderm abwechselnd Lagen von dickwandigen engen und dünnwandigen weiten Korkzellen, welche in periodischem, oft jährlichem Wechsel vom Phellogen gebildet werden; das Periderm erscheint dann geschichtet, ähnlich wie das mit Jahrringen versehene Holz (Betula alba, der Flaschenkork von Quercus suber etc.).

Das Verhalten des Periderms an Pflanzentheilen, welche sehr lange Zeit in die Dicke wachsen und ungeheuren Umfang annehmen, also besonders an den Baumstämmen und deren Aesten und Wurzeln, ist ein verschiedenes. Bei manchen Bäumen erhält sich das ursprüngliche Periderm, indem sein Phellogen der Zunahme des Stammumfanges immer entsprechend sich erweitert und die außen verloren gehenden Korkzellen stetig wieder regenerirt. Man kann hier von einem Oberflächenperiderm reden. Die betreffenden Baumstämme sind daher zeitlebens von einer glatten Korkhaut bedeckt (Fagus sylvatica, Carpinus betulus) oder wenigstens im mittleren Alter (der Stamm der Birke solange er weiß erscheint); sie können aber auch, wenn die Korkbildung ihres Periderms sehr üppig und local ungleich ist, mit einer auswendig rissig gefurchten (Korkeiche) oder selbst geflügelten Korkhaut (Ulmus) bedeckt sein. Bei den meisten Bäumen dagegen kommt es schon frühzeitig, bei der Birke im höheren Alter, zu einer inneren Periderm- oder Borkebildung. Man findet also z. B. bei der Eiche, Pappel, Erle, Linde, den Obstbäumen etc. die Oberfläche der einjährigen Zweige mit Epidermis, die der mehrjährigen mit Periderm, die der älteren Aeste und des Stammes, sowie der älteren Wurzeln mit Borke (rhytidoma) überzogen. Die Borkebildung beruht auf der wiederholten Erzeugung neuer Phellogenlamellen in den von innen her nachwachsenden saftigen Rindengeweben. Es verwandeln sich Zellenflächen, welche durch die verschiedensten Gewebe der Rinde sich erstrecken, in Korkcambium, welches mehr oder minder dicke Korklamellen erzeugt. Die letzteren sind so orientirt, dass sie gleichsam aus der Rinde schuppenförmige oder ringförmig um den Stamm gehende Flächenstücke herausschneiden; alles Gewebe, was auf der Außenseite derselben liegt, also sowohl die ehedem saftführenden Rinde- und Siebtheilelemente, als auch die dickwandigen Bastfasergruppen, wird dadurch aus dem Säfteverkehr ausgeschaltet und vertrocknet. Dieser Vorgang wiederholt sich nun öfter, indem neue Peridermlamellen immer tiefer in

das von innen nachwachsende Rindengewebe eingreifen, was das Absterben der älteren äußeren Peridermlamellen zur Folge hat. So wird eine immer dicker werdende Schicht vertrockneter Gewebemassen über dem lebenden Theil der Rinde gebildet, und diese nennt man die Borke. Die Härte dieses Gewebes rührt einestheils von den dasselbe durchsetzenden Korkplatten, anderntheils von den darin eingetrockneten dickwandigen Bastfasern her, welche aus der Rinde mit herausgeschnitten wurden. Wegen des andauernden Dickenwachsthums des Stammes muss die Borke nothwendig auf der Außenseite allmählich zerklüftet werden oder sich abschuppen. Die Art, wie dies geschieht, und das Aussehen, was dadurch die Stammoberfläche gewinnt, ist für die einzelnen Baumspecies charakteristisch und hängt besonders von der Form, Lage und Ausdehnung der die Borkebildung bedingenden inneren Peridermplatten, sowie von deren größeren oder geringeren Cohäsionsverhältnissen ab. So bildet die Borke bei der Eiche eine compacte, äußerst harte, nur in Längsrippen aus einander weichende Masse; bei vielen andern Bäumen, sehr deutlich bei der Platane, desgleichen bei der Kiefer löst sie sich ab in großen ziemlich dünnen Schuppen, sogenannte Schuppenborke bildend, in andern Fällen blättert sie sich in horizontalen Ringen von dem Stamme ab, die sogenannte Ringelborke, z. B. bei Prunus cerasus.

Wie das Periderm die Epidermis ersetzt, so vertreten die in demselben vorkommenden Lenticellen, Korkwarzen oder Rindenporen die Spaltöffnungen; in ihnen besitzen auch die von Periderm bedeckten Pflanzentheile Ventilationsorgane für den Luftwechsel. Man versteht darunter die auf den meisten Baumrinden mit unbewaffnetem Auge sichtbaren zerstreut stehenden kleinen, meist bräunlich gefärbten Höckerchen. Sie sind ihrem Baue nach biconvexe, oft sowohl über die Oberfläche als auch nach innen vorspringende Anschwellungen des Periderms, welche sich von dem übrigen Periderm unterscheiden durch luftführende enge Intercellulargänge, denn ihre Meristem-, Kork- und Phellodermzellen besitzen abgerundete, nicht an einander anschließende Kanten.

Wo sich das Periderm innerhalb der Epidermis oder nahe unter derselben bildet, da entstehen die Korkwarzen unter den Spaltöffnungen, und häufig beginnt die Peridermbildung an diesen Punkten zuerst (Fig. 114, S. 166). Hier entsteht ein nach innen convex vorspringendes Phellogen, welches seitlich unmittelbar und continuirlich an das übrige Meristem des Periderms anschließt, nur ist seine zellbildende Thätigkeit besonders nach der Außenseite hin lebhafter. Die nach dorthin abgeschiedenen, in radialen Reihen liegenden Korkzellen stellen, weil sie wegen der Intercellularen, die sich bilden, nur lose zusammenhängen, ein pulverig zerfallendes Gewebe dar, welches als Füllgewebe bezeichnet wird. Dieses besteht entweder nur aus verkorkten Zellen, oder es wechseln Lagen von Porenkork mit nicht verkorkten Schichten ab. Oft bildet sich am Schlusse der Vegetationsperiode in der Lenticelle eine dichtere Korkschicht, in welcher die Intercellularen zurücktreten, während mit Beginn der neuen Vegetationsperiode wieder lockeres Füllgewebe entsteht.

welches die abschließende Korkschicht sprengt; doch wird nach KLEBAHN ein wirklicher Verschluss durch Korkschichten in der Lenticelle nie erreicht. Bei der Bildung der inneren Peridermschichten entstehen innerhalb der Borke die Lenticellen ohne Beziehung zu Spaltöffnungen, als locale Wucherungen der neuen Peridermschicht. Die Lenticellen folgen entweder dem Dickenwachsthum des ganzen Organes, indem ihre Phellogenschicht in demselben Maße sich verbreitert, und erhalten dadurch quer elliptische Form (Betula, Prunus); oder sie folgen dem Dickenwachsthum nicht oder können in mehrere kleinere Lenticellen gespalten werden, indem in ihrer Phellogenschicht an einer Stelle statt Füllgewebe gewöhnliches Periderm gebildet wird (Rhamnus Frangula, Pirus malus).

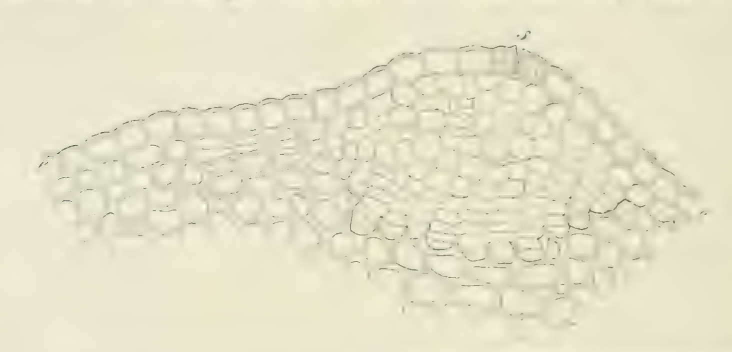


Fig. 114. Querschnitt durch eine Lenticelle von Betula alba; *e* Epidermis, *s* Spaltöffnung; unter dieser das Füllgewebe der Lenticelle, weiter innen das Phellogen, am Rande der Lenticelle beginnt die Peridermbildung. Nach DE BARY.

Dem Kork gleicht entwickelungsgeschichtlich ein eigenartiges Gewebe, welches SCHENCK als **Aërenchym** (Luftgewebe) bezeichnete. An den submersen oder im Schlamm steckenden Theilen der Stengel und älteren Wurzeln mancher Sumpfpflanzen aus verschiedenen Familien (besonders Onagraceen und Lythraceen) geht aus dem Phellogen statt des Korkes ein Gewebe aus zartwandigen, unverkorkten, saftführenden Zellen hervor, welche in radialer Richtung sich bedeutend strecken und bis auf kleine Berührungsflächen von einander loslösen, wobei die radiale Reihung und oft auch die concentrische Lagerung wie beim Kork erhalten bleibt, aber große lufterfüllte und mit einander communicirende Intercellularräume gebildet werden. Das Aërenchym sprengt wie der Kork die nach außen liegenden Gewebe ab und umkleidet als schwammige, schneeweiße, oft sehr dicke Hülle die genannten Pflanzentheile.

Literatur. H. v. MOHL, Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845. pag. 221 und 233. — HANSTEIN, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde. Berlin 1853. — SANIO, Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botanik II. — MERKLIN, Mélanges biol. du Bulletin de l'Acad. Impér. des sc. St. Petersbourg. T. IV. 1864. — DE BARY, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877. pag. 114. — VON HÖHNEL, Sitzungsberichte d. Wiener Akad. 1877. — TRÉCUL, Compt. rend. T. 73. pag. 15. — GERBER, Die jährliche Korkproduction im Oberflächenperiderm einiger

Bäume. Halle 1884. — STAHL, Entwickelung und Anatomie der Lenticellen. Botanische Zeitg. 1878. — HABERLANDT, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1875. — KLEBAHN, Ueber Structur und Function der Lenticellen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883 und Jenaische Zeitschr. f. Naturw. X. 1884. pag. 537. — SCHENCK, Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889. pag. 526.

§ 18. **Das Wasserleitungssystem oder die Fibrovasalstränge, Gefäfsbündel oder Leitbündel.** Das Grundgewebe der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen ist durchzogen von Gewebesträngen, welche gewöhnlich auffallend härter und zäher sind als das Grundgewebe und sich meist schon dem unbewaffneten Auge leicht bemerkbar machen, z. B. wenn man den Pflanzentheil zerreißt oder wenn man durch Abschaben oder durch Maceration Faulenlassen im Wasser das weichere Grundgewebe entfernt; im letzteren Falle bleiben diese Stränge als ein die Form des Ganzen mehr oder minder behaltendes Gerüst zurück, und man kann auf diese Weise schöne Präparate gewinnen, welche für die Anordnung und den Verlauf dieser Fibrovasalstränge oder Gefäßbündel sehr lehrreich sind. In den Wurzel- und Stengelorganen der Holzpflanzen erreichen diese Stränge eine so mächtige Entwickelung, dass sie alle mit einander eine zusammenhängende Fibrovasalmasse, den bekannten Holzkörper, darstellen. Anderntheils können aber auch die Gefäßbündel bei manchen Pflanzen, besonders bei den submersen Wasserpflanzen, auf ganz rudimentärer Entwickelung stehen bleiben, was mit ihrer Functionslosigkeit bei diesen Pflanzen zusammenhängt.

Die Gefäßbündel haben die Aufgabe, das von den Wurzeln aufgesogene Wasser nach allen Punkten des Pflanzenkörpers zu leiten; es geschieht dies in dem sogenannten Xylem- oder Trachealtheile, den wir als den wesentlichsten Bestandtheil der Gefäßbündel unten näher kennen lernen werden.

Die Anordnung und der Verlauf der Fibrovasalstränge in der Pflanze zeigt eine große Mannigfaltigkeit in den einzelnen Abtheilungen des Gewächsreiches. Bei aller Verschiedenartigkeit ist aber in jeder dieser Constructionen das eine Princip klar ersichtlich, dass die Fibrovasalstränge ununterbrochene Bahnen darstellen, welche von den feinsten Saugwurzeln an bis zu jedem Punkte einer jeden Blattfläche, bis in die Blüthen, Früchte und selbst bis in die Samen führen. Denn in allen Wurzeln, Stengeln, Blattstielen, Blattrippen, Blüthenstielen etc. verlaufen die Fibrovasalstränge im Allgemeinen in der Längsrichtung, und wo ein Pflanzentheil an den anderen sich ansetzt, hängen die beiderseitigen Gefäßbündel zusammen, indem entweder dasjenige des einen Organes unmittelbar in das andere hinüberläuft oder indem Zweige von demselben abgehen, welche sich in das Nachbarorgan erstrecken, oder indem das basale Ende des Gefäßbündels sich seitlich an das Bündel des Tragorganes ansetzt.

Nach der Anordnung, welche die Fibrovasalstränge in den Pflanzentheilen zeigen, unterscheiden wir folgende Typen.

1. **Axiler oder centraler Fibrovasalstrang.** Der Pflanzentheil besitzt nur ein einziges Gefäßbündel, welches in der Axe desselben verläuft. Hierher gehören fast alle gewöhnlichen Wurzeln, wo das Gefäßbündel unverzweigt die ganze Länge derselben durchstreicht. Wie die Seitenwurzeln aus dem Pericambium (siehe unten) der Mutterwurzel entstehen, so bilden sich auch an der betreffenden Stelle aus dem Pericambium Gefäßbündelelemente, welche den Zusammenhang zwischen den gleichnamigen Geweben der beiden Wurzeln herstellen. Von Stengelgebilden besitzen nur diejenigen einiger Wasserpflanzen (Elodea, Najas, Ceratophyllum, Hippuris etc.) einen centralen Fibrovasalstrang, von welchem diejenigen der Blätter und Stengelzweige an den Knoten als Abzweigungen ausgehen.

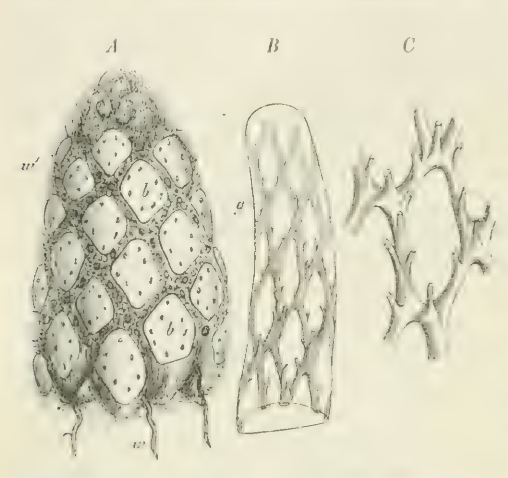


Fig. 115. *A* ein Stammende von Aspidium filix mas, dessen Blattstiele mit Ausnahme der jüngsten Blätter abgeschnitten sind, um die Anordnung der Blätter zu zeigen. Zwischen den Stielen *b b* sind die Räume mit zahlreichen Wurzeln *w*, *w'* erfüllt, die aus den Stielen selbst entspringen. — *B* ein Stammende, dessen Rinde abgeschält ist, um das Netz von Fibrovasalsträngen *g* zu zeigen. — *C* eine Masche dieses Netzes, wenig vergrößert; man sieht die Basalstücke der in die Blätter austretenden Stränge. Nach Sachs.

2. **Der Farnentypus**, sogenannt weil er für die Stämme (und Rhizome) der meisten Farne charakteristisch ist. Ein Bündelrohr, welches ein Mark umschließt und von Rinde umgeben wird, verläuft in der Längsrichtung. Unter jeder Blattbasis hat das Bündelrohr eine mehr oder weniger große Lücke oder Spalte, wodurch es bei dichtgedrängter Blattstellung das Aussehen eines hohlcylindrischen weitmaschigen Netzes erhält (Fig. 115). Von den Maschenrändern zweigen sich die schief nach oben in das Blatt gehenden Bündel ab.

3. **Der Dicotylentypus**, welcher den allermeisten Dicotylenstengeln, denjenigen der Gymnospermen, der Equisetaceen und weniger Monocotylen (z. B. Tradescantia) eigen ist. Der Stengel enthält eine Mehrzahl von einander getrennter Gefäßbündel, welche mit einander nahezu parallel laufen und entweder sämmtlich oder doch zum Theil in ein mit der Oberfläche des Stengels concentrisches Rohr angeordnet sind. Dadurch entsteht das für die Dicotylen typische Querschnittsbild des Stengels: ein Mark ist von einem Ringe von Gefäßbündeln umgeben, um welchen auswendig die Rinde liegt; das zwischen den einzelnen Bündeln befindliche, Mark und Rinde verbindende Grundgewebe wird als primäre Markstrahlen bezeichnet. Diejenigen Fibrovasalstränge, welche nach oben in ein Blatt auslaufen, also unten dem Stengel, oben dem Blatte angehören, nennt man

gemeinsame Stränge und den im Stengel verlaufenden Theil derselben einen Blattspurstrang. Bleibt der Strang aber im Stamme, so heißt er ein stammeigener. Das Gefäßbündelrohr ist nun immer aus lauter Blattspursträngen gebildet; die stets gesetzmäßige Blattstellung ist daher auch in der Stellung, den diese Stränge in dem Gefäßbündelkreise einnehmen, zum Ausdrucke gebracht. Jedes Blatt erhält entweder nur ein einziges Bündel; so besonders bei kleinen, mit schmaler Insertionsfläche dem Stengel ansitzenden Blättern, wie bei den Coniferen. Oder es treten häufig je drei, manchmal wohl auch noch mehr Blattspurstränge in jedes Blatt (Fig. 116). Es hängt dies ab theils von der Zahl der auf gleicher Höhe am Stengel stehenden Blätter, theils von der Ausdehnung, in welcher die Blattbasis dem Stengel angeheftet ist. Wo persistirende Nebenblätter vorhanden sind, geht oft ein bogenförmiger horizontaler Gefäßbündelzweig von einer Blattspur zur andern und giebt Stränge in die Nebenblätter ab (Fig. 117, S. 170). Die Blattspurstränge nach unten verfolgt legen sich an die tiefer austretenden Stränge seitlich an und verschmelzen mit ihnen, so dass eine einseitig sympodiale oder eine netzförmige Verbindung der Blattspuren zu Stande kommt und somit auch hier das Gefäßbündelsystem ein von unten nach oben continuirlich zusammenhängendes Ganzes darstellt. Und auch wo der Stengel verzweigt ist, steht das Gefäßbündelrohr des Zweiges mit demjenigen des Stengels im Zusammenhang, indem über dem Austritte der Blattspur, wo der Zweig inserirt ist, die die Lücke des Gefäßbündelrohres begrenzenden Gefäßbündel Zweige abgeben, welche sich zu

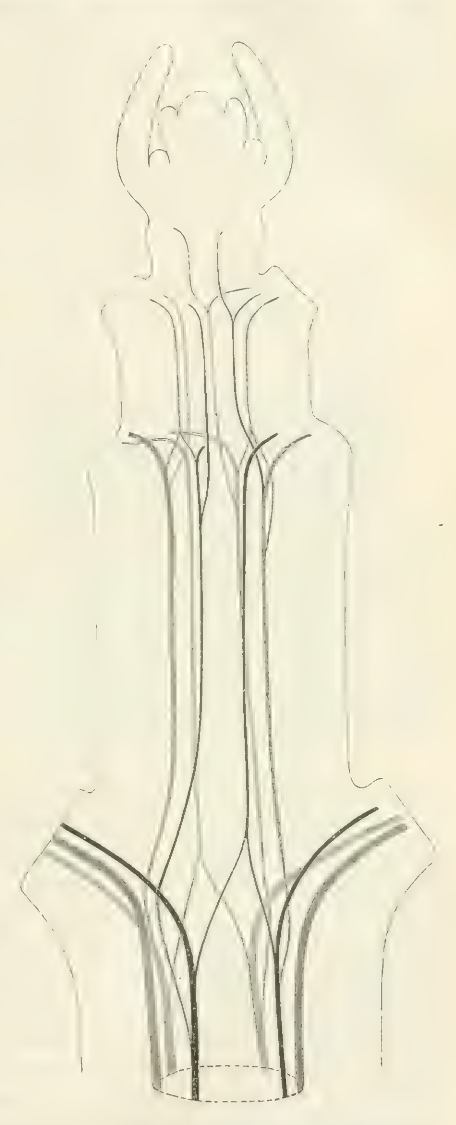


Fig. 116. Clematis Viticella, durchsichtig gemachter Sprossgipfel, um den Verlauf der Blattspurstränge zu zeigen, deren obere Enden in die Blätter hinausbiegen; die jüngsten Blätter an der Spitze haben noch keine Gefäßbündel. Nach Nägeli.

einem seitlichen Rohr anordnen, dergestalt, dass das Mark des Stengels und seines Zweiges ebenfalls mit einander zusammenhängen. — Hierher gehören auch einige Wurzeln, z. B. die zu Reservestoffbehältern werdenden knollig angeschwollenen Nebenwurzeln der Orchis- und Aconitum-Arten, wo der axile Strang in einen Kreis weit von einander entfernter kleiner Bündel aufgelöst ist.

Außer dem Gefäßbündelkreise kommen bei manchen Dicotylen auch **markständige Fibrovasalstränge** vor, welche im Marke regellos zerstreut stehen und entweder auch den Charakter von Blattspursträngen haben, wie bei den Piperaceen, Cucurbitaceen, manchen Amaranthaceen, Nymphäaceen etc., oder stammeigene Bündel sind, wie bei den Umbelliferen, Begoniaceen, Cacteen etc. Seltener sind die **rindenständigen Fibrovasalstränge**, welche außerhalb des Gefäßbündelringes liegen und entweder Blattspurstränge sind, welche eine Strecke weit außerhalb des Ringes verlaufen, um weiter unten in ihn einzubiegen (Casuarinaceen, Lathyrus Aphaca etc.), oder ein eigenes in der Rinde verbleibendes System von Blattspursträngen darstellen (Calycanthaceen, Melastomaceen, Rhipsalideen).

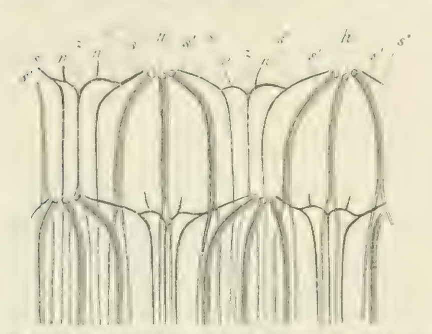


Fig. 117. Blattspurstränge von Sambucus Ebulus, in zwei Internodien, in einer Cylinderfläche liegend, aber hier auf eine Ebene ausgebreitet. Jedes Internodium trägt zwei gegenständige Blätter; jedes Blatt empfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang *h h* und je zwei starke seitliche Stränge *s' s'*; die absteigenden Stränge spalten sich unten, und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Außerdem sind dünnere Stränge *s'' s''* vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus welchen die in die Nebenblätter gehenden Stränge *n n* sich abzweigen. Nach HANSTEIN.

4. Der **Palmen- oder Monocotylentypus** ist dadurch charakterisirt, dass sämmtliche Gefäßbündel des Stammes Blattspurstränge sind, aber nicht in einem Kreise stehen, weil sie vom Blatte aus in radial schiefem gebogenem Verlaufe im Stamme herabsteigen. Aus dem beistehenden Schema (Fig. 118), welches den Längsschnitt eines Palmenstammes versinnlicht, kann man sich diesen Verlauf klar machen. Aus der Blattbasis gehen die Stränge in einem nach oben und innen convexen Bogen abwärts und erreichen so mehr oder weniger die Mitte des Stammes, um von dort an nach außen biegend jedoch viel allmählicher wieder der Oberfläche des Stammes sich zu nähern. So steigen die Stränge durch viele Internodien hinab und vereinigen sich zuletzt im äußeren Theile mit den anderen daselbst verlaufenden Blattspursträngen. Da nun die Blätter bei den Monocotylen stengelumfassend sind und ein jedes eine sehr große Anzahl von Blattspursträngen aus dem Stamme erhält, so ist die Zahl der auf einem Querdurchschnitte des Stammes vorhandenen Bündel meist eine außerordentlich große. Dabei ist auch zu berücksichtigen, dass nicht sämmtliche Blattspuren gleich tief in das Stamminnere eindringen; am

tiefsten gehen die stärkeren mehr der Mediane des Blattes angehörigen Stränge, während die mehr den Blatträndern genäherten dünneren Bündel mehr oder weniger vertical in der Nähe der Peripherie des Stammes herabsteigen. Die nothwendige Consequenz dieses Verlaufes ist das charakteristische Querschnittsbild des Monocotylenstammes (Fig. 119), wo mit Ausnahme einer gefäßbündelfreien schmalen peripherischen Zone die Fibrovasalstränge derart durch den Stamm zerstreut sind, dass sie um so dichter bei einander stehen, je näher der Stammoberfläche.



Fig. 118. Schema des Verlaufs der Gefäßbündel einer Monocotyle. *a* Vegetationspunkt des Stammes, *b b* Blattbasen, *s* die Blattspurstränge. Nach FALKENBERG.

Auch von diesem Typus giebt es manche Modificationen. Wenn z. B. der Stamm hohl ist, wie bei den Halmen der Gramineen, so steht an Stelle des massiven Cylinders ein Hohlrohr, welches die Gefäßbündel enthält, die daher hier nicht bis in die Mitte des Stammes gehen können, aber dennoch ihren schiefen Verlauf und somit zerstreute Stellung erkennen lassen. Bei den Gramineenhalmen treten innerhalb der hier massiven Knoten regellose Anastomosen der Fibrovasalstränge unter einander ein.

5. Der Gefäßbündelverlauf in der Nervatur der Blätter. Was die Morphologie als die Rippen und Nerven der Blattfläche bezeichnet, sind diejenigen Theile derselben, welche je nach ihrer Stärke dickere oder dünnere Fibrovasalstränge enthalten. Relativ kleine schmale Blätter, wie die Nadeln der Coniferen, erhalten nur ein einziges, unverzweigt durch das ganze Blatt bis zur Spitze laufendes Bündel. Alle größeren Blätter besitzen ein reich gegliedertes, jeden Punkt der Blattfläche erreichendes Gefäßbündelsystem. Wo Blattstiele vorhanden sind, befinden sich in diesen, sowie in der Mittelrippe, welche dann die Fortsetzung des Stieles darstellt, eine Anzahl von Fibrovasalsträngen, welche bei krautartigen Pflanzen gewöhnlich in einer der Concavität des Blattstielquerschnittes entsprechend gebogenen Reihe neben einander, bei Holzpflanzen meist in kreisförmiger Anordnung verlaufen. Von diesen aus zweigen sich Gefäßbündel ab, welche in die Seitenrippen eintreten, die bei den meisten



Fig. 119. Querschnitt eines Palmenstammes, in natürlicher Größe, die zahlreichen, im Grundgewebe zerstreut stehenden Fibrovasalstränge zeigend.

Dicotylen in fiederförmiger Anordnung zu beiden Seiten der Mittelrippe nach dem Blattrand hin gerichtet und dort bogenförmig oder durch Anastomosen mit einander verbunden sind. Von diesen kräftigeren Rippen, welche auf der Unterseite des Blattes vorspringen, gehen im ganzen Verlaufe derselben wieder als seitliche Verzweigungen dünnere Gefäßbündel aus, welche mehr in der Blattmasse selbst verborgen sind und die Rippen in der Weise unter einander verbinden und sich selbst in feinere Anastomosen auflösen, dass die Blattfläche in eine große Zahl von kleineren und kleinsten Feldern abgetheilt wird, innerhalb deren endlich die letzten feinsten Nerven sich verzweigen und blind endigen (Fig. 120), eine Einrichtung, durch

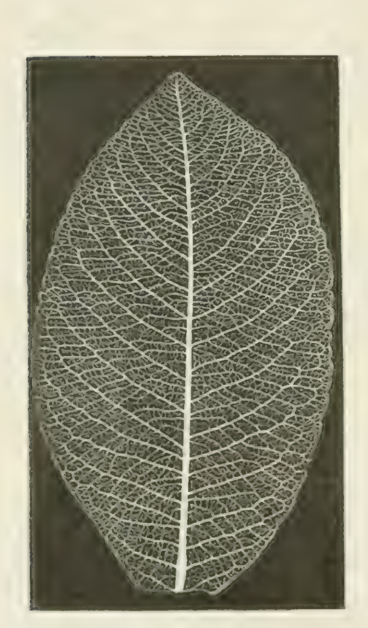


Fig. 120. Nervatur des Blattes von Salix grandifolia. Nach Ettingshausen.

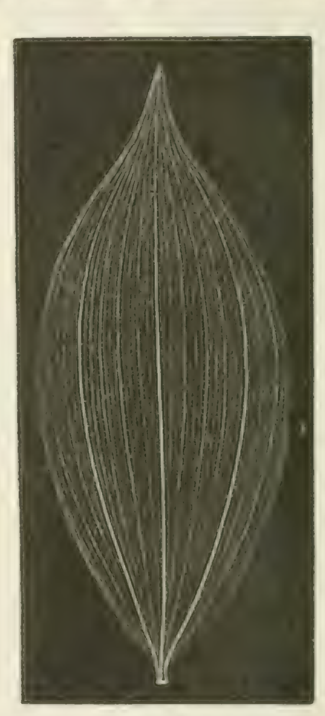


Fig. 121. Nervatur des Blattes von Convallaria latifolia. Nach Ettingshausen.

welche die Versorgung eines jeden kleinsten Theiles der Blattfläche mit Wasser auf das Zweckmäßigste erreicht wird. Bei den Blättern der meisten Monocotylen treten in der Regel viele Blattspuren in das Blatt ein und verlaufen zu beiden Seiten einer Mittelrippe in gleichen Abständen durch die ganze Blattfläche vertheilt in paralleler oder bogenförmiger Richtung von der Basis nach der Spitze, wobei oft viel schwächere Quernerven die so entstehenden Längsstreifen der Lamina in kleinere Felder abtheilen (Fig. 121). Diese beiden Typen des Nervenverlaufes sind übrigens auch durch Uebergangsformen mit einander verbunden und selbst nicht für

alle Dicotylen und Monocotylen charakteristisch, so dass in jeder der beiden Abtheilungen auch der andere Typus vorkommt. Die Gefäßbündel der Farnblätter zeigen bald einen dem dicotylen Typus ähnlichen Verlauf, bald eine durch wiederholte Gabelung gleicher Nerven zu Stande kommende fächerähnliche Nervatur.

Literatur. H. v. Mohl, Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne. Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 108. — Ueber den Bau des Palmstammes. Daselbst. pag. 129. — Ueber den Bau des Cycadeenstammes. Daselbst. pag. 195. — Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856. pag. 307. — Nägeli, Beiträge zur wissensch. Botanik. Leipzig 1858. Heft I. — Unger, Ueber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonenstammes. Petersburg 1840. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. I. pag. 233. — Lestiboudois, Phyllotaxie anatomique. Ann. des sc. nat. 3. sér. Tom. X. pag. 19. — Frank, Ein Beitrag zur Kenntniss der Gefäßbündel. Botan. Zeitg. 1864. — Geyler, Gefäßbündelverlauf in der Laubblattregion der Coniferen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI. — Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart 1876. — C. v. Ettingshausen, Die Blattskelette der Dicotyledonen. Wien 1861. — Petit, Sur la disposition comparée des faisceaux dans le pétiole etc. Compt. rend. CIV. 1887. pag. 604. — Le pétiole des Dicotyledones au point de vue de l'anatomie comparée. Bordeaux 1887. — Acqua, Sulla distribuzione dei fasci fibrovasc. nel loro decorso dal fusto alla foglia. Ann. Istit. bot. di Roma III, 1. 1887. — Außerdem viele Specialliteratur bei de Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877. pag. 243 ff.

§ 19. **Bau des Fibrovasalstranges.** Anfangs besteht jeder Fibrovasalstrang aus gleichartigen, zartwandigen, protoplasmareichen, ohne Intercellulargänge aneinanderschließenden Zellen. Es ist das der Zustand, in welchem der Fibrovasalstrang aus dem allgemeinen Meristem des Vegetationspunktes an der Spitze der Wurzeln und der blätterbildenden Stengel (S. 116), sowie aus demjenigen des Embryos in den Samen hervorgeht. Diese Zellen sind selbst noch als Meristemzellen zu betrachten, weil aus ihnen sich in der Folge erst die einzelnen Dauergewebe des Fibrovasalstranges differenziren. Diese Gewebeform des jungen Stranges bezeichnet man als Procambium. Bei zunehmendem Alter verwandeln sich zunächst einzelne seiner Zellenzüge in Dauerzellen von bestimmter Form, wie Gefäße, Bastfasern etc., die wir sogleich näher kennen lernen werden. Betrachten wir das junge Gefäßbündel im Querschnitt, so sehen wir, dass von diesen Anfangspunkten aus die Umbildung der Procambiumzellen in Dauergewebe weiter fortschreitet. Dies setzt sich entweder so lange fort, bis sämmtliche Zellen in Dauergewebe umgewandelt sind, oder es bleibt eine bestimmte Schicht des Stranges von meristematischer Beschaffenheit und also im fortbildungsfähigen Zustande und heißt dann Cambium. Im fertig entwickelten Pflanzentheile haben wir daher entweder cambiumlose oder cambiumhaltige Stränge; jene werden geschlossene, diese offene Gefäßbündel genannt (Fig. 122 und 123). Hat sich ein Procambiumstrang in ein geschlossenes Gefäßbündel verwandelt, so hört jedes weitere Wachsthum in die Dicke in ihm auf; dies ist bei den Cryptogamen, Monocotylen und bei manchen Dicotylen der Fall. Die offenen Fibrovasalstränge fahren dagegen bald längere, bald kürzere

Zeit fort, auf beiden Seiten ihres Cambiums immer neue Schichten von Dauergewebe zu erzeugen. Dadurch werden diese Stränge immer stärker, und da dieselben in der Regel in Form eines Cylindermantels angeordnet sind und ihre Cambiumtheile zu einem meristematischen Cambiumring sich vereinigen, so werden die betreffenden Pflanzentheile immer dicker. So verhalten sich die Stammorgane und stärkeren Wurzeln der Dicotylen und Coniferen; in den immer nur eine beschränkte Zeit am Leben bleibenden

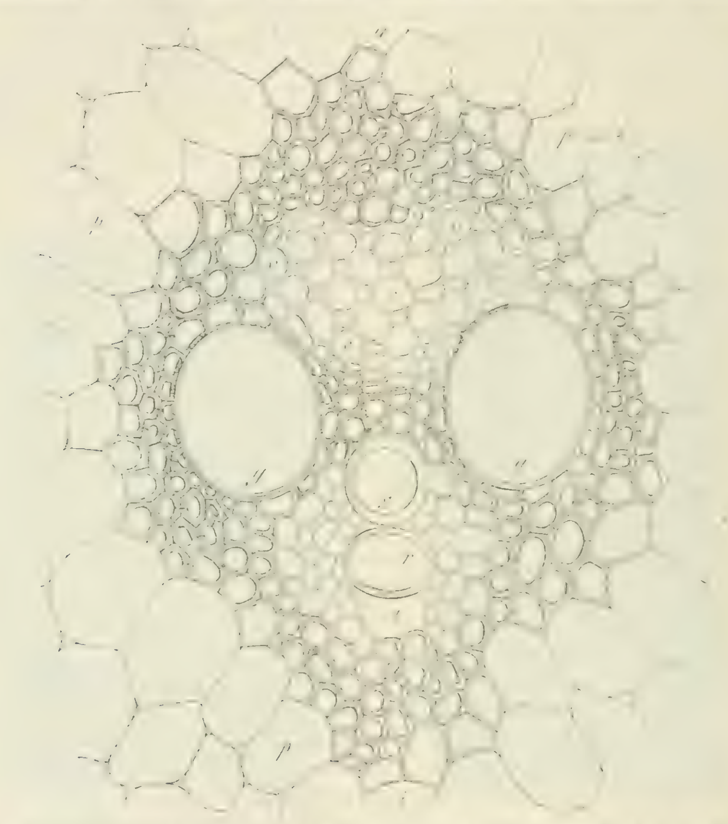


Fig. 122. Querschnitt eines **geschlossenen** Fibrovasalstranges im Stamm von Zea Mais. Der Fibrovasalstrang ist von einer Scheide dickwandiger Sclerenchymzellen umgeben und besteht aus dem Xylemtheil *g g*, *s*, *r*, *l* und dem Phloëm *v*, *v*, *v*, wobei *a* die Außenseite, *i* die gegen die Stammaxe gekehrte Innenseite bedeutet; *g g* zwei große getüpfelte Gefäße, *s* Spiral-, *r* Ringgefäß, um welches bei *l* durch Zerreißung beim Wachsthum eine lufthaltige Lücke entsteht; zwischen *s* und dem Phloëm *v* liegen engere getüpfelte Gefäße und Tracheïden; *p p* das dünnwandige Parenchym des Grundgewebes. Nach Sachs.

Blattorganen dieser Pflanzen finden sich dagegen nur geschlossene Stränge, oder wenn sie offen sind, so hört doch die Thätigkeit ihres Cambiums bald auf.

Die verschiedenen Formen des Dauergewebes eines differenzirten Fibrovasalstranges zerfallen naturgemäß in zwei Gruppen, welche wir als den **Xylemtheil** oder vielleicht treffender **Trachealtheil** und als den **Phloëmtheil** des Stranges bezeichnen. In den geschlossenen Gefäßbündeln berühren sich beide Theile, in dem offenen sind sie durch das

Cambium getrennt. Wir verständigen uns nun vorläufig über die Zusammensetzung und die Orientirung dieser Theile am besten, wenn wir das als Beispiel gewählte Gefäßbündel des Ricinusstengel sowohl im Querschnitt (Fig. 123), wie im radialen Längsschnitt (Fig. 124) studiren; denn in den wesentlichen Zügen stimmen die normal entwickelten Fibrovasal-

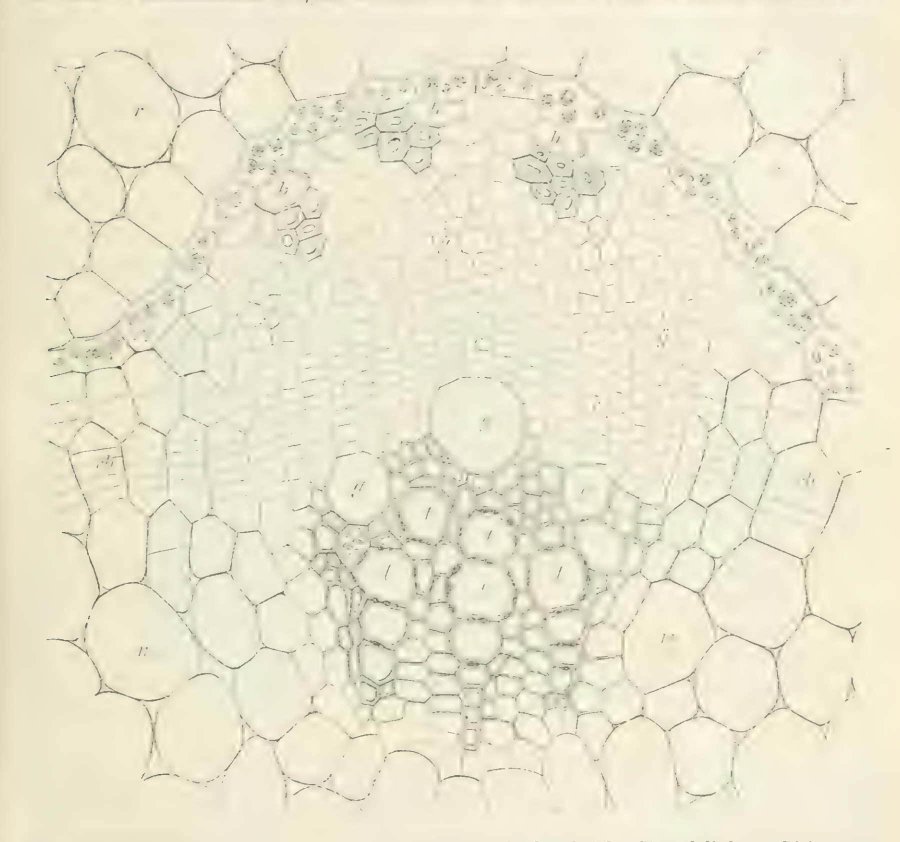


Fig. 123. Querschnitt eines offenen Fibrovasalstranges im hypokotylen Stengelglied von Ricinus communis. — *r* Parenchymzellen der primären Rinde, *m* des Markes, beide das Grundgewebe ausmachend; die dem Gefäßbündel angrenzende Zellschicht ist mit Stärkekörnern erfüllt, die sogen. Stärkescheide. — Der Fibrovasalstrang besteht aus dem Xylem *g*, *t*, aus dem Phloëm *b y* und aus dem Cambium *c c*, ist also ein offener Strang; *t t* enge getüpfelte Gefäße, auf welche weiter markwärts dio noch engeren primordialen Gefäße (Ring- und Spiralgefäße) folgen; *g g* weite getüpfelte Gefäße, dazwischen Holzprosenchym; *b b* Bastfasergruppen, *y y* der Weichbast. — Das Cambium *c c* des Stranges setzt sich auch in das zwischen den benachbarten Fibrovasalsträngen liegende Grundgewebe fort, als Interfascicularcambium *c b*, welches durch nachträgliche Theilungen großer Grundparenchymzellen entsteht. Nach Sachs.

stränge aller Pflanzen überein. Die Modificationen, die im Baue dieser Stränge bei den verschiedenen Pflanzen vorkommen, lassen sich dann leicht verständlich anreihen.

Betrachten wir die einzelnen Bestandtheile des offenen Gefäßbündels im Ricinusstengel auf den ganzen Stengel bezogen in radialer Richtung, so treffen wir der Axe des Stengels zugekehrt immer den Tracheal-

oder Xylemtheil, in welchem vorwiegend 3 Gewebeformen auftreten: 1. gefäßartige Zellfusionen, d. s. die eigentlichen Holzgefäße oder Tracheen, welche an der Innenseite des Bündels gewöhnlich die Form von Ring- und Spiralgefäßen (*s*) haben, worauf Leiter- oder Netzfasergefäße (*l*) den Uebergang zu den dann folgenden Tüpfelgefäßen (*t* und *g*) vermitteln; 2. prosenchymatische Fasergewebe, zu welchen die den Gefäßen ähnlich gebauten Tracheïden (*h*), sowie die bei den eigentlichen Holzpflanzen vorkommenden echten Holzfasern oder Libriformfasern gehören, und 3. parenchymatische Gewebe, die sogenannten Holzparenchymzellen. Das Cambium (*c*) überschreitend gelangen wir nach dem der Peripherie des Stengels zuge-

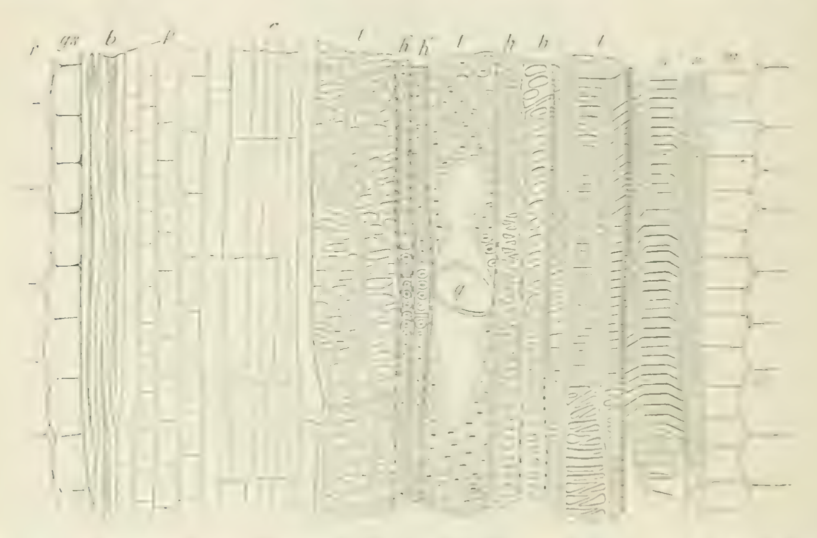


Fig. 124. Längsschnitt des Fibrovasalstranges von Ricinus, dessen Querschnitt in Fig. 123 zu sehen ist: *r* und *gs* angrenzendes Rindenparenchym; *m* Markparenchym. — *b* Bastfasern; *p* Phloëmparenchym; *c* Cambium. — Im Xylemtheile bilden sich die Elemente in der Richtung von *s* nach *t* folgend aus: *s* erstes, sehr enges Spiralgefäß, *s'* weites Spiralgefäß; *l* leiterförmiges verdicktes Gefäß; *h* und *h'* Tracheïden; *t* getüpfeltes Gefäß mit der resorbirten Querwand *q*; *h''* *h'''* Tracheïden; *t'* getüpfeltes Gefäß, noch jung; an den Gefäßwänden von *l*, *t* und *t'* bemerkt man die Grenzlinien der benachbarten weggenommenen Zellen. Nach SACHS.

wendeten Phloëmtheil. Auch in diesem können wieder die drei eben erwähnten Gewebeformen unterschieden werden; als gefäßartige Zellfusionen erscheinen hier die Siebröhren, als prosenchymatische Gewebe die zartwandigen Cambiformzellen und die dickwandigen Bastfasern bei *b*) und als parenchymatische das Phloëmparenchym (*p*). Nur ist ihre Anordnung in so fern eine andere, als hier die äußerste gegen die Stengelperipherie gekehrte Seite des Gefäßbündels immer von den dickwandigen Bastfasern, wenn sie überhaupt vorhanden sind, eingenommen wird, während der übrige Theil des Phloëms aus Siebröhren, Cambiform und Phloëmparenchym ohne regelmäßige Anordnung besteht. Die Gesammtheit der letztgenannten Elemente ist durch Dünnwandigkeit der

Membranen und Saftreichthum, speciell durch reichen Gehalt an Eiweißstoffen ausgezeichnet und wird als Weichbast oder Siebtheil (*l*) von jenem aus dickwandigen Bastfasern bestehenden Hartbast oder Bast schlechthin (*b*) unterschieden. Endlich kommt, allerdings nur in den offenen Gefäßbündeln, eine Geweheart vor, welche dem Tracheal- und dem Phloëmtheil angehört, das Strahlenparenchym, Reihen von parenchymatischen Zellen, welche in radialer Richtung laufend den Xylemtheil fächern und in gleicher Richtung durch das Cambium direct in den Phloëmtheil hinein sich fortsetzen; innerhalb des Xylems heißen diese Strahlen Xylemstrahlen, innerhalb des Phloëms Phloëmstrahlen.

Die genannten Bestandtheile des Gefäßbündels sind nicht von gleichem Alter; es wurde schon oben erwähnt, dass die Umwandlung des Procambiums in Dauergewebe von bestimmten Punkten ausgeht, an welchen also die ältesten oder sogenannten primordialen Elemente liegen. Bei den offenen Gefäßbündeln sind dies die beiden vom Cambium am weitesten entfernten in radialer Richtung diametral gegenüberliegenden Punkte: an der Innenseite stehen die Ring- und Spiralgefäße als primordiale Gefäße, an der Außenseite die Bastfasern als Erstlinge des Phloëms. Die dem Cambium beiderseits angrenzenden Xylem- und Phloëmelemente sind immer die jeweils jüngsten Dauerzellen des Fibrovasalstranges.

Der wesentliche Bestandtheil aller Gefäßbündel sind aber allein die Tracheen und Tracheiden. Sie kommen in jedem Gefäßbündel vor, auch wenn die anderen Bestandtheile fehlen; und Fibrovasalstränge, in welchen sie nicht vorhanden sind, müssen als rudimentäre bezeichnet werden, die ihrer eigenthümlichen Function entzogen sind. Die Bedeutung der Tracheen und Tracheiden für die Pflanze lässt sich dahin ausdrücken, dass es hohle Röhren sind, in denen das Wasser von den Wurzeln aus nach oben geleitet wird. Die anderen Bestandtheile des Gefäßbündels betheiligen sich nicht an dieser Rolle; aber sie stehen zu den wasserleitenden Organen in bestimmten Beziehungen, aus denen ihr Zusammenvorkommen mit jenen verständlich wird. Bei den Landpflanzen ist die Gesammtheit der Gefäße in das mechanische Gewebe, welches der ganzen Pflanze ihre Festigkeit ertheilt, nämlich in die feste Holzmasse, die aus den Libriformfasern besteht, eingesetzt, wodurch diese Organe vor Quetschung etc. am meisten geschützt sind und in ungestörter Function erhalten werden. Ebenso dient der Hartbast, der ebenfalls zur Erhöhung der Festigkeit des ganzen Organs beiträgt, gleichzeitig als Schutz für das hinter ihm liegende zarte Gewebe des Weichbastes. Die parenchymatischen Gewebe, soweit sie dem Xylemtheil angehören und die Gefäße umkleiden, sind, wie wir gleich sehen werden, für die Functionirung der letzteren so wichtig, dass sie gleichsam als Theile der wasserleitenden Constructionen anzusehen sind, während sie anderntheils auch wieder zur Aufspeicherung von Reservestärkemehl dienen, welches für die Ernährung des den Fibrovasalstrang fortbildenden Cambiums bestimmt ist. Den Siebtheil sah man bis in die neueste Zeit auf Grund seines hervorragenden Eiweißgehaltes als das Leitungsgewebe der Eiweißstoffe in der Pflanze

an; aber dabei blieb der Grund, warum die Eiweiß und die Wasser leitenden Elemente zu Bündeln vereinigt sind, verborgen. Nach der von mir zuerst aufgestellten und von meinen Schülern, besonders von BLASS, näher begründeten Ansicht steht jedoch auch der Siebtheil im unmittelbaren Dienste des Fibrovasalstranges, indem er weniger ein eiweißleitendes als ein eiweißspeicherndes Organ ist, und zwar eine Vorrathskammer von Nährstoffen, welche zur Ernährung des unmittelbar hinter dem Siebtheil gelegenen Cambiums bestimmt sind, wo dieses für die Weiterbildung eines mächtig wachsenden Trachealtheiles zu sorgen hat, wie bei den Coniferen und Dicotylen.

I. Die einzelnen Elemente des Fibrovasalstranges.

A. Der Tracheal- oder Xylemtheil.

1. Die Gefäße, Holzgefäße oder Tracheen stellen hohle Röhren dar, in welchen der ursprüngliche Zellinhalt verschwunden und Luft oder Wasser an dessen Stelle getreten ist, und welche continuirlich durch den Pflanzenkörper sich erstrecken. Die Gefäße entstehen, indem in der Längsrichtung reihenweise übereinander liegende Zellen von gleichartiger Ausbildung ihre Querwände theilweise oder ganz durch Resorption verlieren, und der ursprüngliche aus Protoplasma und Zellkern bestehende Inhalt dieser Zellen verschwindet. Es kommen auf diese Weise lange, aus vielen Zellen bestehende Röhren zu Stande, die sich meist durch eine größere Weite von den benachbarten Zellen auszeichnen. Die Querwände sind bei den Ring- und Spiralgefäßen meist bis auf jede Spur verschwunden; bei den Netz-, Leiter- und Tüpfelgefäßen dagegen noch partiell vorhanden. Sie können entweder horizontal oder mehr oder weniger schief gestellt sein; darnach richtet sich im Allgemeinen auch die Form ihrer Durchbrechung: horizontale Querwände sind oft bis auf einen krempenartigen Ring durch ein großes rundes Loch perforirt; je schiefer die Querwand wird, desto mehr nehmen die Löcher die Form vieler enger paralleler Spalten an, wobei die stehen bleibenden Verdickungsleisten der Querwand ähnlich den Sprossen einer Leiter erscheinen; bisweilen kommen auch netzförmige Verbindungen vor. — Wenn die Querwände der einzelnen Gefäße sehr schief gestellt sind, so nehmen die Gefäßzellen ein prosenchymatisches Ansehen an; verlieren dabei die Querwände ihre Durchbrechungen und bekommen dieselbe Verdickungsform, wie die Längswände, so haben wir bereits Tracheïden vor uns. Besonders im Xylem der Farne ist diese Form zu finden. Darum diesen Pflanzen die Gefäße abzusprechen, würde unrichtig sein; denn es kommen hier allerlei Uebergänge zu den typischen leiterförmig durchbrochenen Querwänden vor (Fig. 38, S. 73).

Die Gefäßwände sind ausnahmslos durch eine Beschaffenheit charakterisirt, durch welche zwei mit ihrer Function auf das Innigste zusammenhängende Zwecke erreicht werden: sie sind mit verholzten, daher starren Verdickungen ausgestattet, welche zur Aussteifung des Rohres dienen und also die Unterbrechung der Continuität des Gefäßlumens durch seitlichen Druck verhüten, und besitzen mit den Verdickungen abwechselnde sehr

dünne Membranstellen, durch welche Wasser aus den angrenzenden Zellen sehr leicht filtriren und in das Gefäßrohr eingepresst werden kann. Die Verdickungsformen, welche an den Gefäßmembranen auftreten, haben wir schon in der Zellenlehre erwähnt. Nach diesen Formen heißen die Tracheen: Ringgefäße, wo nur ringförmig um das Gefäß laufende, in weiten Entfernungen stehende Verdickungsbänder die Aussteifung bewirken und der größte Theil der Gefäßwand dünn bleibt (Fig. 36, S. 71); Spiral- oder Schraubengefäße, wo ein oder mehrere gleichgerichtete schraubenförmige Verdickungsbänder vorhanden sind. Wenn man durch solche Gefäße einen Schnitt führt, so reißen die Schraubenbänder von der im übrigen dünnen Gefäßwand leicht los und rollen sich ab. Ueberall sind die Ring- und Spiralgefäße die ersten Tracheen, welche im jungen Gefäßbündel entstehen (primordiale Gefäße, wie wir sie oben nannten); so lange als sich der junge Pflanzentheil noch stark verlängert, werden auch immer nur diese beiden Formen gebildet. Die Spiralfasern, welche die alten Anatomen schon als ein so auffallendes, aber unverstandenes Organ beschrieben, finden in diesem Umstande ihre einfachste Erklärung, denn wenn ein Rohr, welches sich selbst noch verlängern muss, zugleich mit nicht wachsthumsfähigen und wenig dehnsamen Aussteifungen versehen sein soll, so ist für die letzteren die Form von Ringen oder Spiralen die einzig mögliche. Darum treten denn auch die Tracheen mit anderen Verdickungsformen, welche eine Dehnung der Gefäßwand ein für allemal verbieten, erst nach Abschluss des Längenwachsthums des Organes auf. Es folgen dann gewöhnlich Netzfasergefäße oder Leitergefäße, beide mit netzförmig zusammenhängenden Verdickungsbändern, welche bei den letzteren vorwiegend in querer Richtung wie Leitersprossen stehen und nur schmale unverdickte Spalten zwischen sich lassen; endlich die Tüpfelgefäße, wo die durchlässigen Membranstellen auf zahllose runde oder spaltenförmige Tüpfel reducirt sind und welche besonders im Holze der Bäume die alleinige spätere Gefäßform darstellen.

Das Gefäß für sich allein, ohne seine Nachbarzellen würde ein unwirksamer Apparat sein. Ein jedes ist entweder ringsum oder wenigstens an einem großen Theile seines Umfanges von einer Lage dünnwandiger Parenchymzellen umkleidet, die in der Regel im Verhältniss zum Gefäßlumen eng sind, daher in größerer Zahl sich um jedes Gefäß gruppiren. Die dünnen Stellen der Gefäßwände gehören gleichzeitig diesen Parenchymzellen an; die letzteren enthalten aber immer Zellsaft, ja sie besitzen, wie man auf Längsschnitten sich überzeugt (Fig. 125, S. 180), ein wandständiges Protoplasma und einen Zellkern; sie sind also endosmotisch wirksame Zellen, welche Wasser leicht aufnehmen, es aber auch leicht bei Erhöhung des osmotischen Druckes in das Gefäßrohr hineinpressen. Wir werden in der Physiologie sehen, dass die Emporleitung des Wassers in der Pflanze hauptsächlich durch das Spiel dieser Druckapparate zu Stande kommt. Darum sind auch die Membranen dieser Begleitzellen häufig sehr dünn und unverholzt, besonders in den unterirdischen

Organen, aber bei vielen Kräutern auch in den oberirdischen. Besonders bemerkenswerth ist, dass die primordialen Gefäße in jedem Fibrovasalstrang in einer oder in mehreren radialen Reihen liegen, um welche von allen

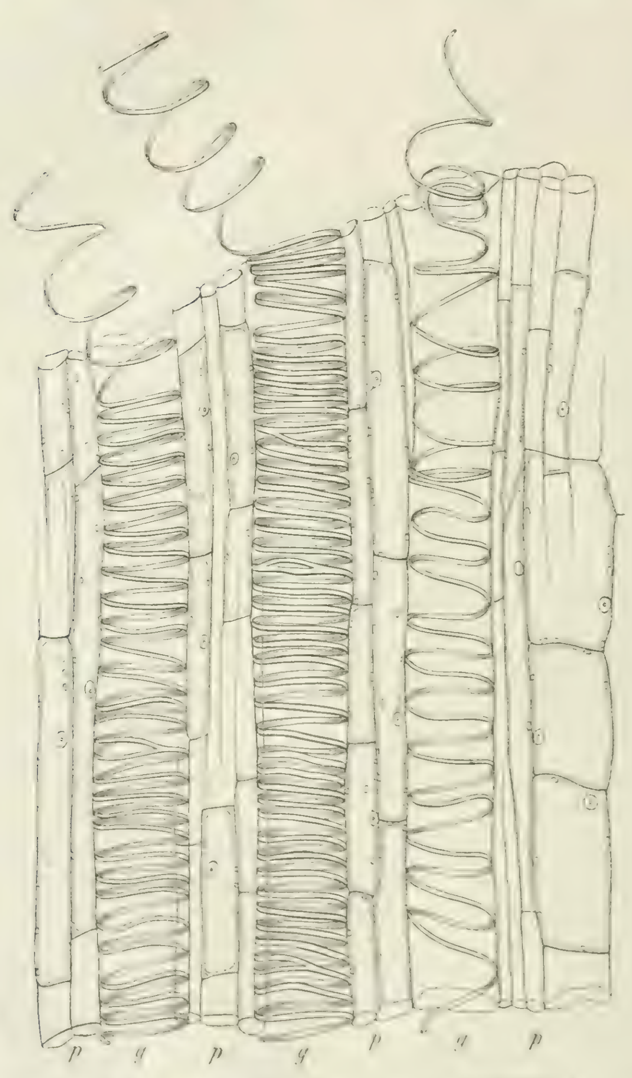


Fig. 125. Spiralgefäße aus dem Stengel von Helianthus annuus. Die drei Gefäße *g g g*, auf ihrer Innenwand durch abrollbare Spiralleisten verdickt, sind unmittelbar umkleidet von dünnwandigen Parenchymzellen *p p p p*, welche einen großen Saftraum und einen wandständigen Protoplasmasack mit Zellkern enthalten und daher als diosmotisch wirksame Zellen Saft in die benachbarten Gefäßräume pressen können.

Seiten her die dünnwandigen Begleitzellen sich so gruppiren, dass jede derselben sich an einen Punkt eines Gefäßes ansetzt (auf unserem Längsschnitt Fig. 125 ist dies natürlich weniger zu erkennen, wohl aber auf dem

Querschnitt Fig. 123, S. 175). Auch die tiefer im Xylem liegenden Tracheen sind von einem solchen Belag von Parenchymzellen umkleidet, und wenn auch deren Membranen hier oft verholzen, so sind doch immer die tüpfelförmigen Durchlassstellen, wie wir oben bei den Tüpfeln gesehen haben, dünn genug für ihre Function.

2. Die Tracheïden oder gefäßartigen Holzzellen. Die Gefäße mit prosenchymatischen Gliedern bilden den unmittelbaren Uebergang zu den Tracheïden. Bei ganz entschieden prosenchymatischen Zellformen kann ein Unterschied von Längs- und Querwand nicht mehr hervortreten. Es sind nicht mehr einzelne Zellreihen zu unterscheiden, aus denen durch Zellfusion continuirliche Röhren geworden sind, sondern wir haben ganze Complexe geschlossener Zellen, welche nur durch die gehöften Tüpfel unter einander in Verkehr stehen, wie es in besonders ausgezeichneter Weise bei den Tracheïden im Holze der Coniferen (s. Fig. 42 und 43) der Fall ist. Auch bei den übrigen Dicotylen haben die Tracheïden oft behöfte Tüpfel, wie denn auch echte Gefäße oft solche Tüpfel besitzen. Bezüglich der behöften Tüpfel ist auf das in der Zellenlehre darüber Gesagte zu verweisen. Die Tracheïden sind in der Regel viel enger als die Gefäße; ihre Membranen sind ebenfalls verholzt, aber meist schwächer verdickt als bei den echten Holzzellen, die sich von ihnen hauptsächlich auch durch die einfachen, schief spaltenförmigen Tüpfel unterscheiden. Bisweilen treten bei den Tracheïden außer den Hoftüpfeln auch spiralfaserförmige Wandverdickungen auf. Die Tracheïden dienen in erster Linie der Wasserleitung; außerdem zugleich auch zur Festigung des Stammes, besonders bei den Coniferen, wo sie die einzigen Elemente sind, welche diese beiden Zwecke erfüllen. Entwickelungsgeschichtlich abweichend verhalten sich aber die Tracheïden der Stämme der Dracänen, welche nach Kny durch Zellfusion zu Stande kommen, also eigentlich zu den Gefäßen gehören.

3. Die Libriformfasern oder echten Holzzellen, Holzfasern, Sclerenchymfasern des Holzes sind auf das Holz der dicotylen Bäume und Sträucher beschränkt und bilden allein oder mit den vorigen vereinigt die eigentliche feste Grundmasse des Xylems bei diesen Pflanzen (Fig. 126 *lf*). Sie dienen gar nicht zur Wasserleitung, sondern vielmehr allein zur Festigung, haben also dieselbe Aufgabe, wie die Bastzellen, von denen sie sich auch oft kaum unterscheiden. Von den Tracheïden weichen sie dadurch ab, dass sie keine gehöften Tüpfel, höchstens spaltenförmige, gewöhnlich linksschiefe Tüpfel und auch diese oft nur spärlich besitzen, sowie dass ihre Membran meist stark verdickt und verholzt ist; häufig findet sich in ihnen eine meist unverholzte, knorpelige Innenhaut oder tertiäre Membran. Die Libriformfasern sind immer länger als die Tracheïden, nicht selten bis um das Doppelte; so beträgt nach Sanio die Länge beider z. B. bei Quercus pedunculata 800 Mik., 490 Mik., bei Prunus Laurocerasus 1260 Mik., 560 Mik., bei Tilia parvifolia 460, bez. 340 Mik.

4. Die Holzparenchymzellen entstehen durch Quertheilungen von Cambiumzellen und stellen in der Längsrichtung meist etwas gestreckte

Parenchymzellen dar, welche stets einen lebenden Protoplasmaschlauch enthalten, gleichgiltig, ob ihre Membran verholzt ist, wie im Holze der oberirdischen Organe, oder unverholzt bleibt, wie es häufig in den Wurzeln der Fall ist, wo das unverholzte Parenchym, in welchem die Gefäße liegen, oft eine mächtige Entwickelung erreicht (Rübe, Möhre, Rettig etc.); ihre Wandung zeigt einfache rundliche oder ovale Tüpfel. Während des Winters ist in den Holzparenchymzellen reichlich Stärkemehl aufgespeichert; manchmal kommen auch noch andere Stoffe darin vor. — Wenn die Cambiumzellen keine Quertheilungen erleiden, sondern prosenchymatische Gestalt behalten, aber functionell dem Holzparenchym gleichen, indem sie im Winter ebenfalls Stärkemehl speichern, so rechnet man sie wohl im weiteren Sinne mit zum Holzparenchym; SANIO hat für sie den Namen Ersatzfasern gewählt; sie finden sich bei vielen Holzpflanzen oft mit Holzparenchym zusammen.

Fig. 126. Tangentialer Längsschnitt durch das secundäre Holz von Ailanthus glandulosa; *g g* Gefäße; *st* querdurchschnittene Holzstrahlen; *p* Holzparenchym; *t* Tracheiden; *lf* Libriformfasern. Nach SACHS.

B. Der Phloëmtheil, und zwar der Siebtheil oder Weichbast, als der wesentliche immer vorhandene Bestandtheil des Phloëms, lässt folgende Elemente unterscheiden:

1. Die Siebröhren. Sie finden sich von den Gefäßkryptogamen an bei allen Pflanzen mit vollkommenen Fibrovasalsträngen und entsprechen den Gefäßen des Holzes, denn sie sind ebenfalls Zellfusionen, welche aus übereinander stehenden Zellreihen entstehen, deren Querwände die sogenannten Siebplatten, mit zahlreichen feinen Löchern, den Siebporen, durchbohrt sind (Fig. 127 u. 128). Ihre Membran ist stets

weich, unverholzt, aus Cellulose bestehend und hat keine zur Aussteifung dienenden Verdickungen, wie die Holzgefäße. Bisweilen kommen auch auf den Seitenwänden Siebplatten vor, aber nur, wenn daselbst Siebröhren an einander grenzen: zwischen Siebröhren und benachbarten anderen Elementen treten sie nicht auf. Die Siebröhren sind die relativ weitesten Elemente des Phloëms: ihr Inhalt besteht aus einem schleimigen Protoplasma, welchem, wie BRIOSI gezeigt hat, häufig Stärkekörnchen eingelagert sind. In den durch Längsschnitte hergestellten Präparaten sieht

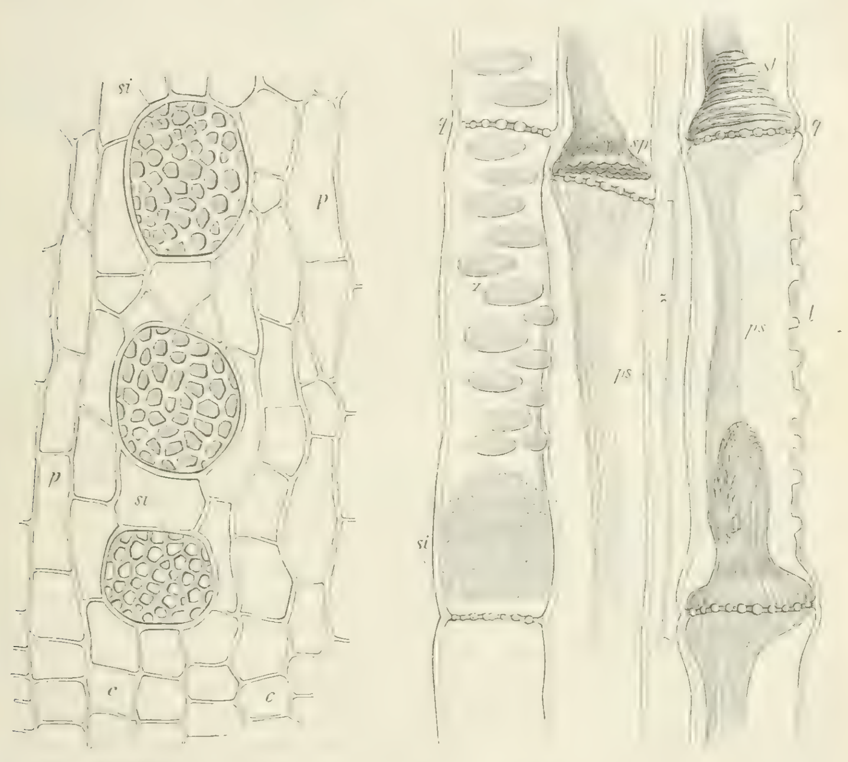


Fig. 127. Querschnitt durch das Phloëm im Stengel von Cucurbita Pepo; *si* die areolirten Querwände der jungen Siebröhren, deren Siebporen noch nicht ausgebildet sind; *p p* Phloëmparenchym; *c c* Cambium. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

Fig. 128. Längsschnitt durch das Phloëm von Cucurbita Pepo; man sieht drei Siebröhren, deren Querwände *q q* noch nicht durchlöchert sind; der in ihnen enthaltene Schleim *sl* und *ps* ist contrahirt; bei *si* eine junge Siebplatte an einer Seitenwand; auch bei *x* und *l* bilden sich später Siebporen; *z* enge Geleitzellen. Nach SACHS.

man das Protoplasma von der Wand der Siebröhre abgezogen; aber die Protoplasmamasse, welche durch die Siebporen hindurch die Continuität der Inhalte benachbarter Siebröhrenglieder herstellt, bleibt in diesen stecken: es sitzt der Siebplatte beiderseits ein breiter Pfropf an, der sich nach unten und oben rasch schlauchartig verdünnt (Fig. 128 u. 129). FISCHER hat gezeigt, dass dieses Bild erst entsteht, wenn durch lebende Siebröhren Schnitte geführt werden; in dem unverletzten lebenden Siebrohr

ist die ganze Zelle gleichmäßig von dem Protoplasma ausgefüllt. Bei den Holzpflanzen wird mit Eintritt der Winterruhe häufig auf beiden Seiten der Siebplatte eine durch Chlorzinkjod braun werdende gallertartige Verdickungsmasse, Callus genannt, aufgelagert, welche die Siebporen immer mehr und endlich meist vollständig verschließt; im Frühjahr werden die Callusplatten wieder aufgelöst. Andererseits bildet sich aber auch in älteren Siebröhren Callus und dieser wird nicht wieder aufgelöst, wenigstens so lange, als das Siebrohr Inhalt führt.

2. Die Cambiformzellen sind langgestreckte, prosenchymatische, protoplasmaführende, dünnwandige, nicht getüpfelte Zellen, welche darum den Cambiumzellen sehr ähnlich sind. Im Verhältniss zu den Siebröhren gehören sie zu den engeren Zellen des Phloëms, welche man zwischen den Siebröhren erkennt; sie kommen besonders bei den dicotylen Holzpflanzen vor.

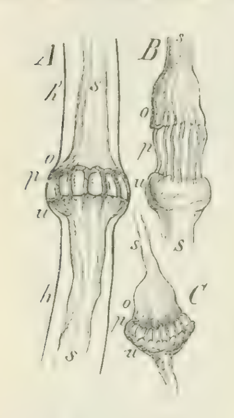


Fig. 129. Verbindungsstücke von Siebröhren, die Durchbohrung der Querwände nach Auflösung der Zellhaut durch Schwefelsäure zeigend. *A* und *B* aus dem Blattstiel von Cucurbita, *C* aus dem Stamme von Dahlia; bei *A* ist die Zellhaut *h h'* noch nicht völlig aufgelöst; *s* der schleimige Inhalt der Siebröhre, *o* und *u* Anhäufungen desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen. Nach Sachs.

3. Das Phloëmparenchym, ein gewöhnlicher Bestandtheil des Phloëms, entsteht aus Cambiumzellen durch Quertheilung, entspricht also dem Holzparenchym, hat aber ebenfalls dünne unverholzte Membranen. In der Längsansicht sind die Parenchymzellen bald kurz, bald ziemlich lang, an Weite stehen sie den Siebröhren nach, oder erreichen sie auch; sie sind ebenfalls zwischen den letzteren vertheilt und führen Protoplasma, auch wohl Stärkemehl. Neuerdings hat man mit dem Namen Geleitzellen solche Phloëmparenchymzellen bezeichnet, welche durch Längstheilung von einer zum Siebrohr werdenden Mutterzelle sich abspalten und daher auf dem Querschnitte als sehr schmale drei- oder viereckige Zellmaschen an einer oder mehreren Seiten dem Siebrohre anliegen, gleichsam wie aus diesem herausgeschnitten. Sie haben an der dem Siebrohre angrenzenden Wand Tüpfel und enthalten Protoplasma, aber keine Stärke. Es bleibt noch festzustellen, ob eine Unterscheidung dieser Zellen vom Phloëmparenchym und Cambiform consequent durchführbar ist; jedenfalls entstehen alle Elemente des Phloëms durch Längstheilung aus Cambium- und oder Procambiumzellen.

Für die bisherige Meinung, dass der Siebtheil zur Fortleitung der Eiweißstoffe bestimmt sei, hat sich niemals ein wirklicher Beweis beibringen lassen; in der Beschaffenheit der Siebplatte mit ihren äußerst engen und oft ganz verschlossenen Poren hätte man vielmehr eine Erschwerung als eine Begünstigung des Durchganges colloidaler und körniger Eiweißmassen erkennen müssen. Die Gründe für die oben vorgetragene Ansicht, dass der Siebtheil zur Aufspeicherung desjenigen plastischen, besonders stickstoffhaltigen Materiales dient, welches das Cambium für die von ihm ausgehenden Gewebeneubildungen bedarf, werden in der Physiologie behandelt

werden. Hier sollen sie nur insoweit angedeutet werden, als sie zur anatomischen Charakteristik des Siebtheiles gehören. Ein durch reichen Eiweißgehalt ausgezeichneter, mit typischen Siebröhren versehener echter Siebtheil findet sich nur in solchen Fibrovasalsträngen, welche einen Xylemtheil besitzen, der erst nach einer gewissen Zeit seine Ausbildung beendet. In den unten zu besprechenden rudimentären Gefäßbündeln, in denen keine Xylemelemente vorkommen, fehlen auch die charakteristischen Elemente des Siebtheiles; und auch wo der Xylemtheil sich auf eine geringe Anzahl von Tracheen beschränkt, zeigt der Siebtheil wenig ausgesprochene Entwickelung oder doch keinen bemerkenswerthen Eiweißgehalt. Seine vollkommenste Entwickelung hat er immer da, wo ein zu mächtiger Entwickelung sich allmählich fortbildender Holzkörper vorkommt, also besonders bei den Dicotylen und Coniferen. Hier sind immer die dem Cambium zunächst gelegenen Elemente des Siebtheiles durch den größten Reichthum an Protoplasma ausgezeichnet, welches sich reichlich auch im Cambium selbst findet. Namentlich sind oft bei den Holzpflanzen die dem Cambium ferner liegenden älteren Elemente des Phloëms ihres Eiweißvorrathes schon ganz verlustig gegangen, und erscheinen völlig obliterirt; man findet dort tangential verlaufende Bänder eines collabirten Gewebes, dessen Zellen, weil sie entleert sind, so zusammengepresst sind durch den Druck der umgebenden Gewebe, dass die ursprünglichen Lumina nur noch wie feine Spalten erscheinen; Wigand hatte dieses sehr verbreitet bei den Dicotylen in den älteren Phloëmtheilen vorkommende Gewebe Hornprosenchym oder Keratenchym genannt, bis Oudemans und Andere seinen Ursprung aus entleertem Phloëm erkannten. Noch ehe die Entleerung solcher Siebröhren erfolgt, wird die Siebplatte durch Callus verschlossen, der Inhalt kann also in der Richtung des Siebrohres nicht geleitet werden, sondern muss den jüngeren Partien des Phloëms zugeführt werden. Zur Ueberleitung von Stoffen aus dem Phloëm in transversaler Richtung nach dem Cambium dient aber das unten erwähnte Strahlenparenchym des Phloëms in sehr zweckmäßiger Weise.

4. Bastzellen, Bastfasern oder Sclerenchymfasern, sehr langgestreckte, prosenchymatische, mit pfriemenförmigen Enden zwischen einander eingekeilte Zellen mit sehr stark verdickten und mehr oder weniger verholzten Membranen. Sie entsprechen dem Libriform und dienen einzig und allein als mechanisch wirkende Gewebe, weshalb wir sie unten bei diesen näher berücksichtigen werden. Hier sei nur erwähnt, dass sie, wo sie als Bestandtheil des Gefäßbündels auftreten, entweder als mehr oder weniger geschlossene Scheiden dasselbe einfassen, wie bei den geschlossenen Fibrovasalsträngen vieler Monocotylen (vergl. Fig. 122, S. 174), oder, wie bei den offenen collateralen Bündeln der Dicotylen und Gymnospermen, als Belege dem Phloëmtheile vorgelagert sind (Fig. 123, S. 175).

C. Das Strahlenparenchym. Wo die Gefäßbündel kreisförmig angeordnet sind, wie in den Stengeln der Gymnospermen und Dicotylen, befinden sich zwischen denselben Partien des Grundgewebes, welche wie strahlenförmige Streifen vom Mark nach der Rinde verlaufen. Man hat sie darum auch Markstrahlen genannt, weil sie vom Marke ihren Anfang nehmen, genauer primäre Markstrahlen, zum Unterschiede von ähnlichem Strahlenparenchym, welches innerhalb der Fibrovasalstränge selbst auftritt und einen ebenso gerichteten Verlauf hat, nur mit dem Unterschiede, dass es mit dem Marke nicht in Verbindung steht, sondern im Xylem beginnt, das Cambium durchsetzt und bis in das Phloëm sich erstreckt, wo es aufhört. Der für letztere hergebrachte Name secundäre

Markstrahlen ist deshalb auch nicht recht bezeichnend. Wir können alles Strahlenparenchym, soweit es dem Xylem angehört, Xylemstrahlen oder Holzstrahlen, soweit es im Phloëm liegt, Phloëmstrahlen nennen. Die secundären Strahlen entstehen im Cambium, indem je nach der Breite und Höhe des Strahles eine oder mehrere Cambiumzellen durch Quertheilung in eine entsprechende Anzahl über einander stehender Parenchymzellen sich theilen. Diese sind dann die im Cambium liegenden Initialen des Strahles, der dadurch sowohl nach dem Xylem wie nach dem Phloëm zu fortgebildet wird. Die Zellen der Markstrahlen sind parenchymatisch, rechteckig-prismatisch und auffallend durch radial gestreckte Form. Sie sind immer dünnwandig, im Xylem allerdings oft, besonders bei den Holzpflanzen verholzt, mit einfachen Tüpfeln versehen, und enthalten sowohl im Phloëm wie im Xylem reichlich Protoplasma und speichern während des Winters Stärkemehl auf. Durch ihre Streckung deuten sie aber an, dass sie zu gewissen Zeiten auch zur Leitung der in ihnen enthaltenen Stoffe, also von Stärke und Eiweißstoffen, in radialer horizontaler Richtung bestimmt sind. Das Ziel dieser Leitung springt sehr deutlich aus dem Umstande in die Augen, dass sämmtliche Strahlen, sowohl die im Xylem wie die im Phloëm entspringenden bis an das Cambium reichen. Es sind die an allen Punkten des Stengels in hinreichender Anzahl angelegten Wege, auf denen dem Cambium das für seine Zellbildungsthätigkeit erforderliche Material zugeleitet wird. Zu diesem Material gehören nicht bloß die in dem Strahlenparenchym selbst während des Winters aufgespeicherten Stoffe, sondern auch diejenigen, welche einerseits in dem Holzparenchym, andererseits in den Siebröhren und den übrigen Elementen des Weichbastes niedergelegt sind. Denn die Xylemstrahlen stehen in Communication mit den Holzparenchymcomplexen des Holzkörpers, und die Phloëmstrahlen stellen die leitende Verbindung zwischen dem Cambium und dem Phloëm, insbesondere den Siebröhren, dar. Letzteres wird besonders dadurch sehr anschaulich, dass, wenn im Phloëm tangentiale Bänder des undurchlässigen Bastfasergewebes auftreten, die Phloëmstrahlen immer diese Bänder in radialer Richtung durchbrechen und so die leitende Verbindung mit dem Cambium aufrecht erhalten. Auch hat Strasburger kürzlich darauf aufmerksam gemacht, dass die Phloëmstrahlen sich entweder direct an die Siebröhren oder an die die letzteren umgebenden Phloëmparenchym- oder Geleitzellen ansetzen, also direct oder durch Vermittelung der letzteren das Eiweißmaterial aus den Siebröhren zum Transport nach dem Cambium empfangen, und dass bei manchen Coniferen, besonders bei den Abietineen und einigen Cupressineen und Taxodineen, die Phloëmstrahlen gewöhnlich am unteren und oberen Rande besondere Zellreihen haben, die durch ausschließlichen Gehalt an Protoplasma und sehr großen Zellkernen vor den anderen zugleich auch Stärkemehl führenden Phloëmstrahlen sich auszeichnen und nur bis an das Cambium, nicht bis ins Holz reichen. Auf demselben Wege, in welchem die Xylemstrahlen die plastischen Stoffe aus den Aufspeicherungsgeweben nach dem Cambium hinleiten, führen sie auch in

umgekehrter Richtung im Sommer wieder neue Stoffe aus der Rinde in die Speichergewebe des Holzes ein.

§. 20. Die Arten der Fibrovasalstränge nach der Anordnung ihrer Bestandtheile. Als die beiden immer vorhandenen Hauptbestandtheile eines jeden vollkommenen Gefäßbündels haben wir vorher den Xylem- und den Phloëmtheil kennen gelernt. Je nach der Lage beider zu einander kann man folgende Arten von Fibrovasalsträngen unterscheiden:

1. Collaterale Gefäßbündel, deren Phloëm und Xylem wie die beiden Längshälften eines Stabes neben einander hinlaufen, wie in den Stengeln und Blättern der meisten Phanerorganen und der Equisetaceen. In den Stengeln liegt der Trachealtheil der Mitte, der Siebtheil der Peripherie des Organes zugekehrt; in den Blättern aber, da die Fibrovasalstränge beim Austritte aus dem Stengel in die Blätter gewöhnlich die Orientierung ihrer Bestandtheile nicht ändern, ist der Trachealtheil nach der Oberseite, der Phloëmtheil nach der Unterseite des Blattes gerichtet. Collaterale Bündel können offen oder geschlossen sein (vgl. oben Fig. 122, 123). Da bei den collateralen Bündeln Phloëm und Xylem aus dem zwischen beiden gelegenen Cambium nachhaltigen Zuwachs erhalten, so ergiebt sich, dass die Zellen beider Gewebe meist deutlich in radialen und tangentialen Reihen liegen (vgl. Fig. 123), die allerdings durch weite Gefäße Verschiebungen erleiden können. Als bicollateral hat man diejenigen Fibrovasalstränge bezeichnet, denen auch noch auf der entgegengesetzten Seite des Xylems ein Phloëmbündel anliegt: letztere sind wegen dieser Lage auch markständige oder innere Siebtheile genannt worden. Solche finden sich bei den Asclepiadaceen, Apocynaceen, Convolvulaceen, Solanaceen, manchen Cichoriaceen, Cucurbitaceen, vielen Myrtaceen etc.

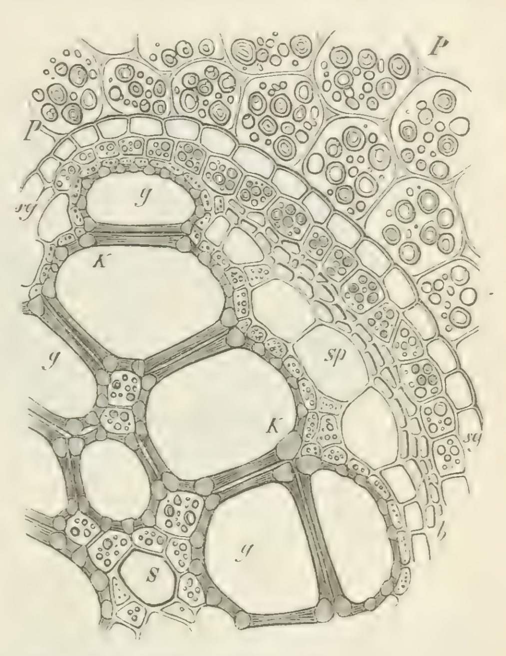


Fig. 130. Theil eines Querschnittes eines concentrischen Fibrovasalstranges aus dem Stamme von Pteris aquilina, mit einem Theil des umgebenden, mit Stärkekörnern erfüllten (im Winter) Grundgewebes *P*; *s* Spiralgefäß, umgeben von dünnwandigen stärkeführenden Zellen; *g g* die leiterförmig verdickten Gefäße, deren Structur in Fig 38 erläutert ist; *b* der Siebtheil, welcher das Xylem rings umgiebt, mit Siebröhren bei *sp* und mit stärkeführenden Parenchymzellen, welche nach außen von einer Gefäßbündelscheide *sg* umgeben sind. Nach Sachs.

2. **Concentrische Gefäßbündel**, wo einer der beiden Theile den anderen umgiebt. Sie sind also immer geschlossene Fibrovasalstränge. Meist umschließt das Phloëm den Xylemtheil. So besonders bei den Farnen, wo die Gefäßbündel, welche hier ovalen, band- oder platten- oder sichelförmigen Querschnitt haben, in der Regel ringsum den aus weiten Tracheen, Tracheïden und stärkeführenden Holzparenchymzellen bestehenden Xylemtheil einen aus Siebröhren und stärkeführenden Zellen zusammengesetzten Siebtheil besitzen (Fig. 130). Auch das centrale Bündel der Wasserpflanzen Hippuris, Myriophyllum etc. ist ein concentrisches, denn es besteht im Centrum aus einigen Ring- und Spiralgefäßen, welche von einem allerdings wenig charakteristisch ausgebildeten Phloëmtheil umgeben sind. Selten liegt bei concentrischen Bündeln der Siebtheil in der Mitte und wird von dem Trachealtheile rings umgeben, wie bei den Bündeln einiger Monocotylen-Rhizome (z. B. Iris).

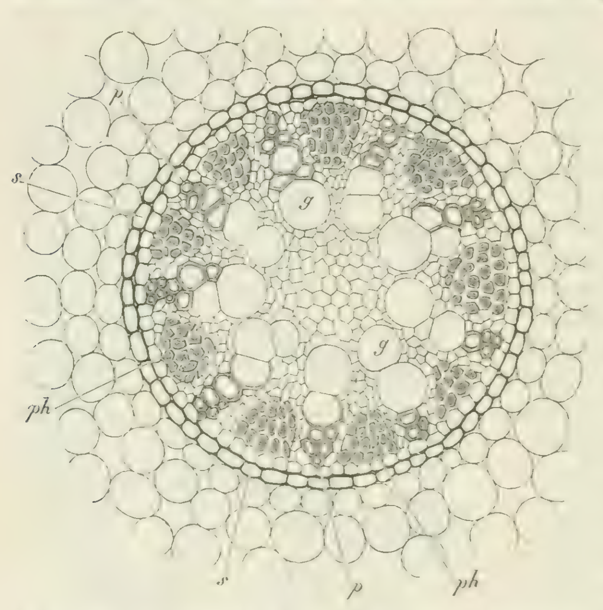


Fig. 131. Querschnitt des **radial** gebauten centralen Gefäßbündels der Wurzel von Acorus Calamus, mit dem umgebenden Rindengewebe; *s* die Endodermis; *pp* die engen peripherischen ältesten Gefäße der Gefäßstrahlen, welche nach innen weitere jüngere Gefäße *g* besitzen; *ph* Phloëmbündel.

3. **Radiale Gefäßbündel**, d. h. solche, wo Sieb- und Gefäßtheile strahlig neben einander liegen, indem der Gefäßtheil mehrere von der Mitte ausstrahlende Bänder bildet, zwischen denen eben so viele mit ihnen abwechselnde Siebtheile liegen. Für die Wurzeln der allermeisten Pflanzen sind radiale Gefäßbündel charakteristisch; jedoch geht in den älteren Wurzeln, wenigstens bei den Dicotylen, wie wir unten sehen werden, der radiale in den collateralen Bau über. Das centrale Gefäßbündel der Wurzel (Fig. 131) ist von ziemlich rundem Querschnitt und zeigt einen sehr regelmäßigen radialen Bau: die einzelnen Xylemstrahlen stehen in gleichmäßigen Abständen von einander und sind ihrer Zahl nach charakteristisch für die Wurzeln der verschiedenen Species. Man bezeichnet das Gefäßbündel nach der Zahl seiner Xylemstrahlen, resp. der Anfangspunkte derselben als **diarch**, **triarch**, **tetrarch**, **pentarch**, **polyarch**. Jeder Gefäß- wie Phloëmstrahl beginnt seine Entwickelung an der Peripherie, an den Spitzen der Gefäßstrahlen liegen also die ältesten

Elemente, meist in Form von Spiralgefäßen; dieselben sind enger als die weiter nach innen folgenden später entstehenden Tüpfelgefäße (vergl. Fig. 131). Diarch sind die Wurzelgefäßbündel z. B. bei Lupinus, bei den Cruciferen, Umbelliferen, Caryophyllaceen, bei Beta, bei den Compositen, bei den Farnen, triarch bei Pisum, Ervum, tetrarch bei Phaseolus (Fig. 133), bei den Cucurbitaceen, Euphorbiaceen, polyarch bei vielen Monocotylen (Fig. 131 u. 132). Die Gefäßstrahlen erreichen entweder die Mitte und treffen dort zusammen oder erreichen diese nicht; in

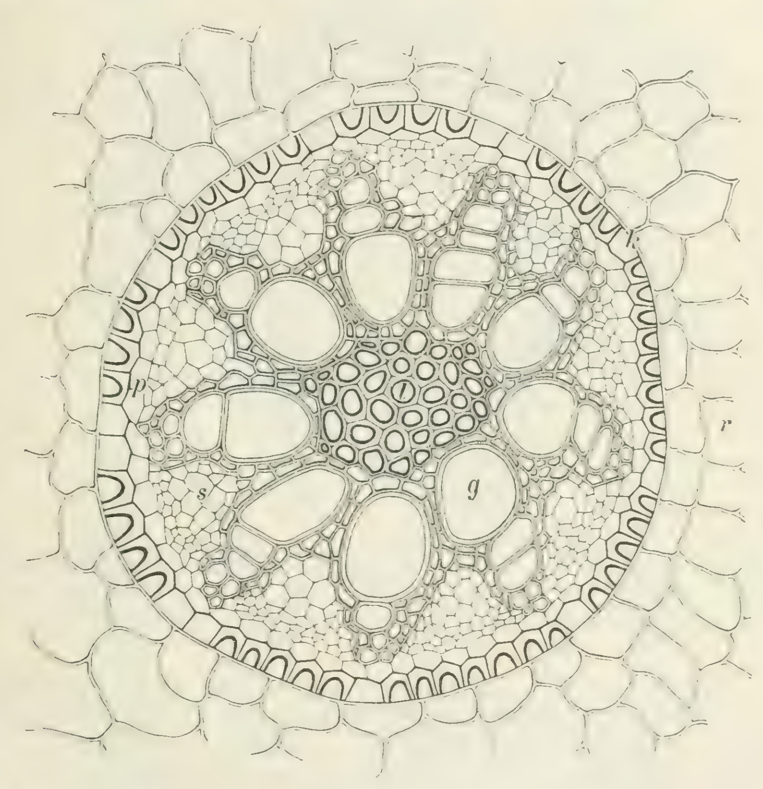


Fig. 132. Querschnitt des radial gebauten centralen Gefäßbündels der Wurzel von Veratrum album, mit dem umgebenden Rindengewebe *r*; *k* die Endodermis, *g* die Gefäßstrahlen, *s* Siebtheile, *l* dickwandige Zellen im Centrum des Stranges. Nach Tschirch.

jedem Falle ist der zwischen den Gefäßstrahlen liegende Raum von saftreichem Parenchym eingenommen (Fig. 131, 133), welches augenscheinlich dieselbe Function bei der Ueberleitung des Wassers in die Tracheen spielt, welche wir oben von den Begleitzellen dieser Organe kennen gelernt haben. Nur in alten Wurzeln geht manchmal dieses Gewebe später durch starke Verdickung seiner Membranen in ein mechanisch wirkendes über (vergleiche Fig. 132). Der Fibrovasalstrang jeder Wurzel ist von einer eigenthümlich ausgebildeten, meist verkorkten

Zellschicht rings umgeben, welche nicht ihm, sondern dem Grundgewebe angehört und als **Endodermis** oder **Schutzscheide** bezeichnet wird (Fig. 131—133); sie dient hauptsächlich mechanischen Zwecken; ihre nähere Betrachtung gehört unter das Grundgewebe. Zwischen der Endodermis einerseits und den Xylem- und Phloëmtheilen andererseits befindet sich noch eine aus einer oder wenigen Zellreihen bestehende Parenchym-

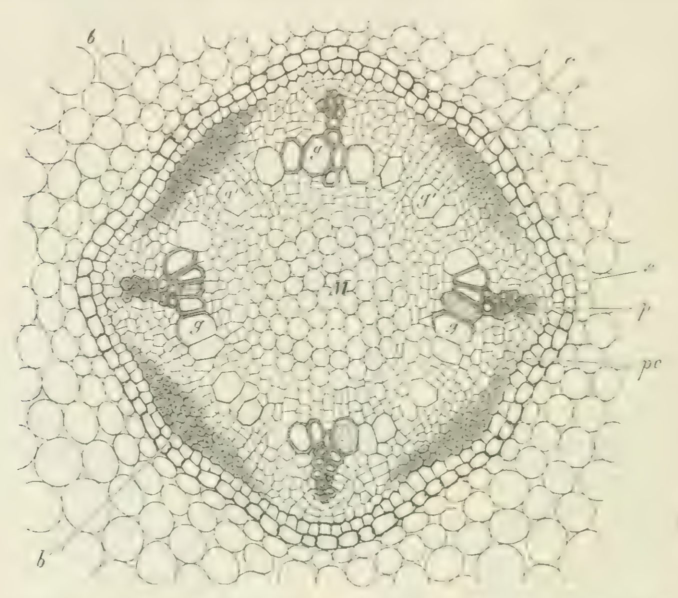


Fig. 133. Querschnitt der Hauptwurzel einer Keimpflanze von Phaseolus multiflorus; *M* Mark, bei *g* die weiten Gefäße der vier Gefäßstrahlen, welche bei *p* die primordialen engen Gefäße zeigen; *b* die vier Siebtheile, mit den Gefäßgruppen abwechselnd; *pc* das Pericambium; *s* die Endodermis; bei *c* die später sich bildende Cambiumschicht hinter den Siebtheilen, bei *g'* haben sich bereits einige dieser Cambiumzellen zu den ersten secundären Gefäßen ausgebildet. Nach Sachs.

lage, das **Pericambium**, in welchem nicht nur die Bildung der Seitenwurzeln ihren Anfang nimmt (daher von Tieghem **rhizogene Schicht** genannt), sondern aus welchem sich auch, wie wir oben gesehen haben, die Korkhaut der älteren Wurzel nach Abstoßung der primären Rinde bildet.

4. **Bau der Gefäßbündelenden.** Die äußerst feinen Endigungen der Gefäßbündel, welche in der ganzen Blattmasse in Form von maschenartig verbundenen oder frei auslaufenden Nerven verbreitet sind, haben einen viel einfacheren Bau als die stärkeren Fibrovasalstränge des Stengels und der kräftigeren Blattrippen, deren letzte Ausläufer sie darstellen (Fig. 134). Sie bestehen nur aus einer oder wenigen Reihen kurzer, fast parenchymatischer Tracheïden mit spiral- oder netzfaseriger Verdickung; ein Siebtheil ist an ihnen nicht unterscheidbar. Der letztere, in den stärkeren Blattnerven noch vorhanden, hört noch vor der Endigung des Gefäßbündels auf, indem die eigentlichen Siebröhren zuerst endigen und an ihrer Stelle nur noch einige sogenannte Uebergangszellen, protoplasmareiche

schlauchförmige Zellen, in denen die Theilung in Siebröhren und Geleitzellen unterblieben ist, den Siebtheil eine Strecke fortsetzen. Das Fehlen der Siebelemente an den tracheïdalen Gefäßbündelenden kann nicht überraschen, da die letzteren keine dauernde Fortbildung in die Dicke er-

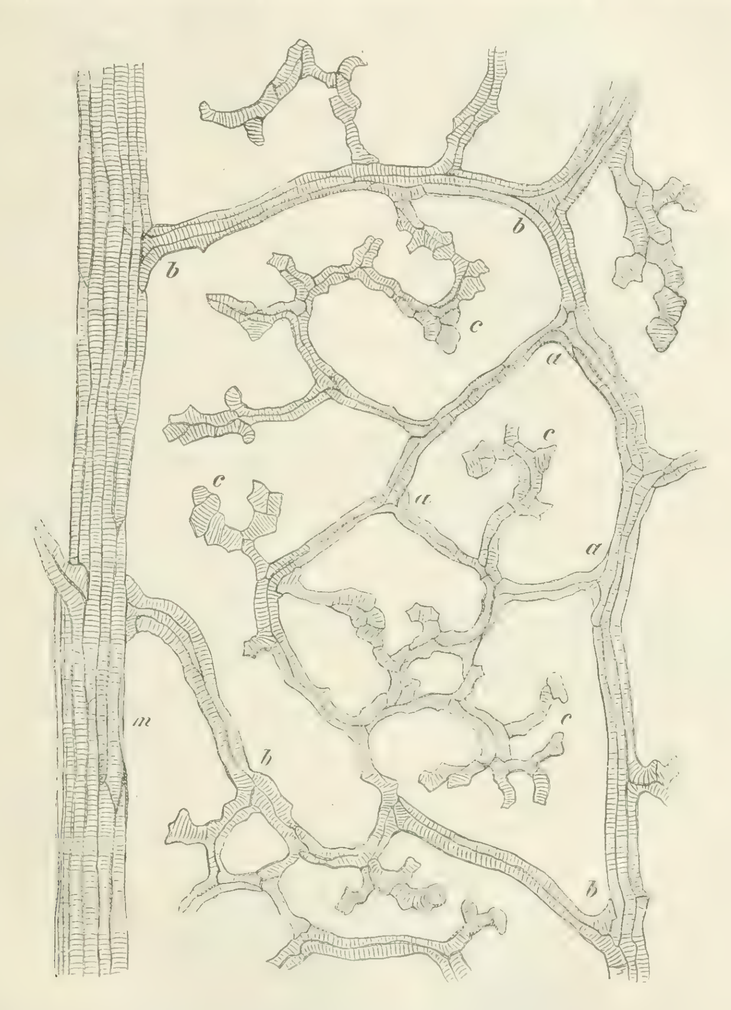


Fig. 134. Einige Maschen aus der Nervatur des Blattes von Anthyllis vulneraria; *m* Hauptnerv, *b b* von ihm ausstrahlende querläufige Nerven; *a a a* eine geschlossene Masche; *c c* Endigungen der feinsten Nerven innerhalb der Maschen. Die Figur zeigt nur die Spiralfaser-Tracheïden der Gefäßbündel; die Siebtheile und das die Maschen erfüllende Mesophyll sind nicht mit gezeichnet. Nach Sachs.

fahren, also auch kein Material dazu in ihrer Nähe aufgespeichert zu werden braucht. Die tracheïdalen Gefäßbündelenden functioniren allein als die Wasseradern, welche das um sie herum liegende Mesophyll speisen; die Tracheïdenreihen, aus denen sie bestehen, sind häufig von einer Scheide glattwandiger, saftreicher, aber meist chlorophyllloser Paren-

chymzellen umgeben, welche erst ihrerseits direct den umliegenden grünen Mesophyllzellen angrenzen und also als Wasserübertrager functioniren (Fig. 135). An den Blattspitzen, Blattzähnen und Blatträndern laufen die tracheïdalen Enden meist auf ein kleinzelliges farbloses Gewebe, Epithem nach DE BARY, zu, über welchem eine oder mehrere der oben erwähnten Wasserspalten sich befinden.

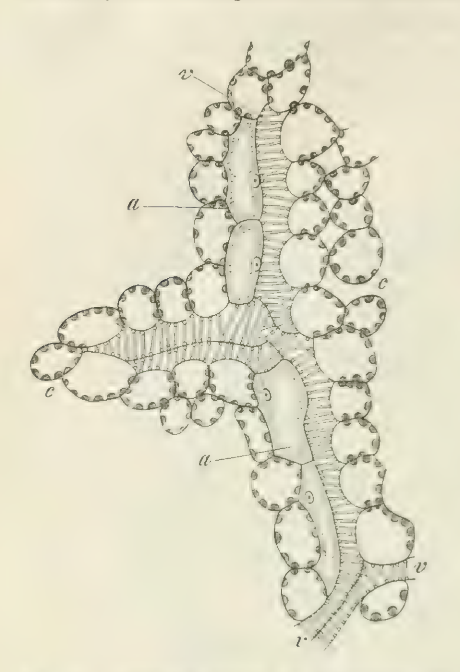


Fig. 135. Nerven-Endigungen im Blattgewebe: die letzten Tracheïden *v v v* grenzen theils an Begleitparchym, d. s. saftreiche, mit Protoplasma und Zellkern, aber nicht mit Chlorophyllscheiben versehene Zellen *aa*, theils direct an die durch Chlorophyll ausgezeichneten Mesophyllzellen bei *c c*. 350fach vergrößert.

Den Gefäßbündelenden der gewöhnlichen flachen Blätter entspricht im Bau und in der Function das sogenannte Transfusionsgewebe in den nadelförmigen Blättern der Coniferen. Da hier das Blatt in seiner ganzen Länge von einem unverzweigten Fibrovasalstrang durchzogen wird, so ist es verständlich, dass der Xylemtheil, um an jedem Punkte seines Verlaufes Wasser in das angrenzende Mesophyll abgeben zu können, in seiner ganzen Länge von einem Saum kurzer, weiter, mit Hoftüpfeln versehener Tracheïden begleitet ist, welche denjenigen entsprechen, aus welchen sonst die Gefäßbündelenden bestehen (Fig. 136).

5. Rudimentäre Fibrovasalstränge, welche nur einen vom Grundgewebe differenzirten Strang langgestreckter Zellen darstellen, aber

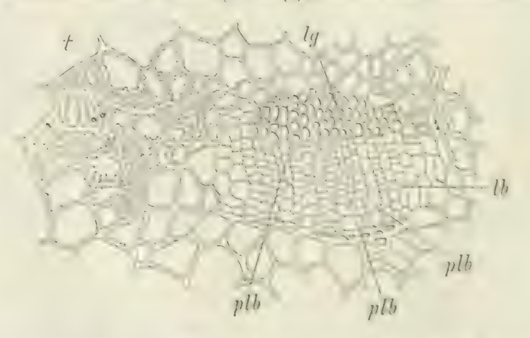


Fig. 136. Querschnitt durch den Fibrovasalstrang des Blattes von Taxus baccata, *lg* Holztheil, *lb* Phloëmtheil mit Strahlenparenchym *plb*. Zu beiden Seiten des Holztheiles liegt der Tracheïdensaum *p*, von welchem hier nur derjenige der einen Seite ausgeführt ist; er zeigt sehr weite, verholzte und unregelmäßig netzförmig verdickte Zellen, und grenzt an seiner äußeren Seite direct an die Zellen des Grundgewebes des Blattes. 120fach vergrößert.

charakteristisch gebaute Sieb- und Trachealtheile nicht unterscheiden lassen, finden sich bei manchen submersen Wasserpflanzen. Die Lebensweise derselben macht die Function von Fibrovasalsträngen unnöthig. Der centrale Strang, der bei manchen dieser Wasserpflanzen noch einige Tracheen aufweist, hat bei Najas, Elodea, Ceratophyllum gar keine Gefäße mehr, nur einen Intercellularkanal an deren Stelle. Die engen, langgestreckten, dünnwandigen Zellen, aus denen der Strang besteht, enthalten Zellsaft, eine in Rotation begriffene dünne wandständige Protoplasmaschicht mit Chlorophyllscheiben; sie haben also auch nicht die Eigenschaft von Siebelementen, sondern stimmen eher mit dem Grundparenchym überein.

Literatur zu § 18 und 19. H. v. Mohl, Ueber den Bau der großen getüpfelten Gefäße von Ephedra. Vermischte Schriften, Tübingen 1845. pag. 268. — Einige Bemerkungen über den Bau der getüpfelten Gefäße. Daselbst pag. 272. — Ueber den Bau der Ringgefäße. Daselbst pag. 285. — Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856. pag. 216. — Nägeli, Beiträge zur wissensch. Botanik. Leipzig 1858. I. pag. 23. — van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. 5. sér. Tom. XIII. — Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. München 1867. — Russow, Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe. Dorpat 1875. — Möbius, Ueber das Vorkommen concentrischer Gefäßbündel mit centralem Phloëm. Berichte d. deutsch. bot. Ges. V. 1887. pag. 2. — Laux, Ein Beitrag zur Kenntniss der Leitbündel im Rhizom monocotyler Pflanzen. Verhandl. des bot. Ver. der Prov. Brandenburg. 1887. — Lohrer, Vergleichende Anatomie der Wurzel. Marburg 1886. — Kny, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tracheïden. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. IV. 1886. pag. 267. — Frank, Botan. Zeitg. 1864. pag. 167. — H. v. Mohl, Daselbst 1871. pag. 10. — Scheit, Die Tracheïdensäume der Blattbündel der Coniferen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1883. Heft 7. — Karlsson, Transfusionsgewebe der Coniferen. Lund 1888. — de Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877. pag. 328 ff., woselbst weitere Specialliteratur. — Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Wien und Leipzig 1889. pag. 357.

Literatur über den Siebtheil: Th. Hartig, Botan. Zeitg. 1853 und 1854. — H. v. Mohl, Andeutungen über den Bau des Bastes. Botan. Zeitg. 1855. — Nägeli, Ueber die Siebröhren. Sitzungsber. d. Münchener Akad. 1861. — de Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877. pag. 179. — Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates. Leipzig 1880. — J. Möller, Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882. — Fischer, Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin 1884. — Studien über die Siebröhren. Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1885 und Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1885. — A. Koch, Verlauf und Endigung der Siebröhren in den Blättern. Botan. Zeitg. 1884. Nr. 26—27. — Frank, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin 1890. pag. 162. — Strasburger, Die Vertreterinnen der Geleitzellen im Siebtheile der Gymnospermen. Sitzungsber. der Berliner Akad. 1890. — Tschirch, l. c. pag. 346. — Blass, Untersuchungen über die physiologische Bedeutung des Siebtheiles der Gefäßbündel. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XXII. 1890.

§ 21. Das Verhalten der Fibrovasalstränge beim secundären Dickenwachsthum. Die jüngeren Theile der Stammorgane nehmen während der Zeit, wo sie noch in die Länge wachsen, und meist auch noch einige Zeit nach Abschluss ihres Längenwachsthums immer auch etwas an Umfang zu, indem ihre einzelnen durch Differenzirung aus dem Meristem entstandenen Gewebe nicht nur parallel der Wachsthumsaxe.

sondern auch in radialer und tangentialer Richtung sich ausdehnen. Dieses primäre Dickenwachsthum kommt aber nach einiger Zeit für immer zum Stillstand; bei den jungen Stengeln, welche nur eine einzige Vegetationsperiode dauern, kommt die definitive Dicke, welche sie erreichen, hauptsächlich auf Rechnung dieses Processes.

Ganz anderen Vorgängen verdanken dagegen die dicken Stämme und Wurzeln der Dicotylen und Gymnospermen, sowie die der baumartigen Liliaceen ihren beträchtlichen, von Jahr zu Jahr zunehmenden Umfang. Stets ist bei diesem sogenannten secundären Dickenwachsthum ein besonderer Vegetations- oder Verdickungsring (§ 14) im Spiele und eine entsprechende Fortbildung der Fibrovasalstänge des Stammes oder der Wurzel damit verbunden, mag nun dabei die Zahl der Fibrovasalstränge eine fortwährende Vermehrung erfahren oder mögen die Bestandtheile der ursprünglichen Fibrovasalstränge, nämlich der Xylem- und der Phloëmtheil eine entsprechende Erstarkung gewinnen. Das Erstere ist bei den baumartigen Liliaceenstämmen, das Letztere bei den Stämmen und Wurzeln der Dicotylen und Gymnospermen der Fall. Der Sinn, der in beiden Fällen dem Vorgange zu Grunde liegt, ist derselbe: dem durch das wachsende Gewicht der Baumkrone in erhöhtem Maße auf Tragfähigkeit in Anspruch genommenen Stamme größere Festigkeit zu verleihen und dem durch die zunehmende Vergrößerung der Baumkrone bedingten erhöhten Wasserbedürfnisse genügende Wasserzuleitungswege zu schaffen.

1. Der Typus der baumartigen Liliaceen. Die älteren Stämme der Gattungen Dracaena, Aletris, Yucca, Aloë etc. zeigen ein großes inneres parenchymatisches Grundgewebe, in welchem isolirte, zerstreut stehende Fibrovasalstränge wie bei allen Monocotylen aufsteigen; dasselbe ist aber rings umgeben von einer mehr oder minder dicken Schicht holziger dichterer Substanz, welche einen Hohlcylinder bildet und außen von der relativ schmalen Rinden- und Peridermschicht bedeckt ist. Die isolirten Fäden im Inneren sind die primären Fibrovasalstränge oder Blattspuren, welche in die Blätter ausbiegen. Der holzige Hohlcylinder, der sie sämmtlich umschließt, besteht aus den secundären, durch das Dickenwachsthum entstandenen Fibrovasalsträngen, welche dicht gedrängt unter einander vielfach anastomosiren und so eine mehr oder weniger compacte Masse darstellen. In der Jugend zeigen diese Stämme den gewöhnlichen Bau des Monocotylenstammes. Aber in einiger Entfernung unter der Stammspitze beginnt in einer der Zellschichten des Grundgewebes, welche die äußeren Fibrovasalstränge unmittelbar umgeben, die Bildung eines Meristems, indem die betreffenden Zellen sich wiederholt durch tangentiale, später auch durch radiale Wände theilen. Der Querschnitt des Stammes zeigt jetzt einen Meristemring oder sogenannten Verdickungsring (Fig 137), dessen Zellen in radiale Reihen geordnet sind und welche an der Innenseite des Ringes in dem Maße in Dauerzellen übergehen, als dieser selbst durch fortgesetzte Theilung seiner äußeren Zellen an Umfang gewinnend sich centrifugal fortbewegt. In diesem Meristem werden neue Fibrovasalstränge erzeugt, indem eine oder

mehrere benachbarte Zellen sich durch verschieden gestellte Längswände wiederholt theilen; aus den so entstandenen Procambiumsträngen gehen unmittelbar die Fibrovasalstränge hervor. Das zwischenliegende Meristem aber geht in dickwandiges Parenchym über, welches das secundäre Grundgewebe zwischen den secundären Gefäßbündeln darstellt (Fig. 137 *st*). Dieser Verdickungsring ist also wesentlich verschieden von demjenigen der Dicotylenstämme; Initialzellen, welche unbegrenzt theilungsfähig abwechselnd Holz und Rinde bilden, wie dort, sind hier nicht vorhanden.

2. **Der Typus der normalen Gymnospermen- und Dicotylenstämme.** Sind die Fibrovasalstränge in einem Kreise angeordnet, so wird der für ein secundäres Dickenwachsthum nothwendige Meristemring unter Benutzung der in den einzelnen Strängen schon vorhandenen Cambiumstreifen hergestellt. Die hierbei stattfindenden Vorgänge mögen mit Hülfe der schematischen Fig. 138, S. 196, erläutert werden. Wir wissen aus den vorigen Paragraphen, dass im jungen Stengel der Dicotylen und Gymnospermen die Fibrovasalstränge, im Querschnitte (Fig. 138 *A*) gesehen, in einen Kreis geordnet sind, durch welchen das Grundgewebe in Mark *M* und Rinde *R* gesondert ist, wo aber beide durch mehr oder minder breite Streifen von Grundgewebe verbunden sind, welche zwischen den Strängen liegen und als **Markverbindungen** oder **primäre Markstrahlen** bezeichnet werden. Die Stränge sind collateral: jeder besteht aus einem äußeren Phloëmtheil *p* und einem inneren Xylemtheil *x*; zwischen beiden liegt die Cambiumschicht.

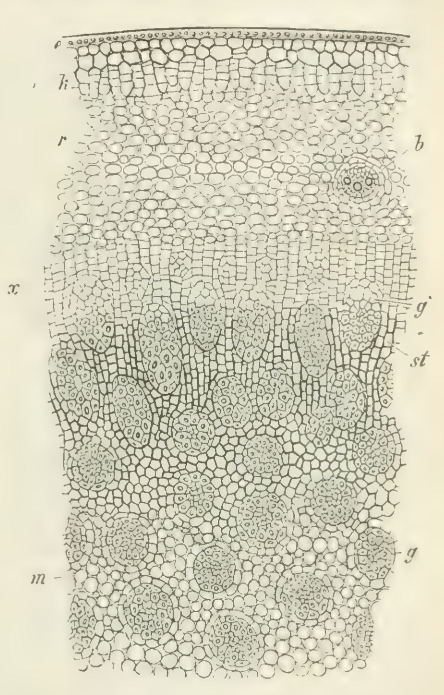


Fig. 137. Theil eines Querschnittes eines etwa 13 mm dicken und 1 m hohen Dracaena-Stammes, etwa 20 cm unter dem Gipfel. — *e* Epidermis, *k* Kork, *r* Rinde, worin ein zu einem Blatt ausbiegender Fibrovasalstrang *b* durchschnitten ist; *m* das primäre Grundgewebe (Mark); *g* die primären Stränge; *x* der Meristemring, in welchem die noch sehr jungen Fibrovasalstränge zu sehen sind; nach innen treten schon ältere Stränge *g* aus ihm heraus, und ein Theil seiner Zellen hat sich in strahlenartig angeordnetes secundäres Grundgewebe *st* umgewandelt. Nach SACHS.

Die bis jetzt nur in den Strängen liegenden Cambiumstreifen vereinigen sich nun zu einem geschlossenen Ring (Fig. 138 *B*), dadurch, dass in der zwischen je zwei benachbarten Strängen liegenden entsprechenden Schicht der Markverbindungen Meristem entsteht. Es treten nämlich in den betreffenden Zellen des Grundgewebes Theilungen durch tangentiale Wände auf, wie es aus Fig. 123, S. 175

besonders deutlich erkennbar ist. Man kann nun das in den Strängen liegende Cambium als **Fascicularcambium** (*B. fc*), das zwischen ihnen liegende als **Interfascicularcambium** (*B. ic*) bezeichnen: beide sind sonst nicht verschieden und stellen in ihrer Vereinigung ein ringförmig geschlossenes Meristem, den **Verdickungsring** oder **Cambiumring** dar. Letzterer beginnt nun seine Thätigkeit; er besteht aus radial angeordneten Zellreihen, wegen der fortgesetzten Theilung der Zellen durch Tangentialwände; die Zellen erscheinen im Querschnitte rectangulär, sind dünn- und glattwandig und reich an Protoplasma. In jeder dieser Reihen bilden sich die auf der Innenseite liegenden Zellen zu Elementen des secundären Xylems, die auf der Außenseite liegenden zu Elementen des secundären Phloëms aus, während eine mittlere Zellschicht des Cambiums immer theilungsfähig bleibt und so das Material zu fortgesetzter Bildung von Xylem und Phloëm liefert. Nach SANIO theilt sich jede Cambiummutterzelle (Initiale) durch eine tangentiale Wand in zwei Tochterzellen, deren eine als Initiale weiter functionirt, während die andere nach nochmaliger Tangentialtheilung als Zwilling zum Phloëm, beziehendlich zum Xylem übertritt. Nur im Interfasciculareambium geht nach KRABBE die eine Tochterzelle der Initiale ohne sich

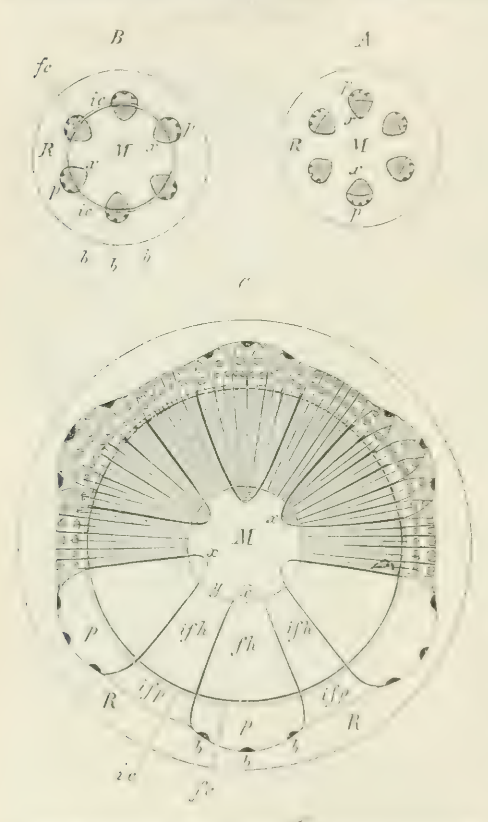


Fig. 138. Schema für das secundäre Dickenwachsthum der Dicotylenstämme; *x* Xylem, *p* Phloëm der Fibrovasalstränge; im übrigen vergleiche den Text.

zu theilen direct zu dem im Phloëm oder Xylem verlaufenden Theile des Markstrahles über. Durch diese Thätigkeit des Cambiums gewinnt der junge Stengel in einigen Wochen beträchtlich an Umfang und an Festigkeit; denn es bildet sich ein immer stärker werdender Hohlcylinder von **secundärem Holz**, der sogenannte **Holzkörper**, und dieser ist umgeben von einer Schicht secundären Phloëms, die man hier auch mit dem Ausdruck **secundäre Rinde** belegt. Fig. 138 *C* zeigt den Querschnitt des in dieser Weise in die Dicke gewachsenen Stengels; durch die Einschaltung der secundären Gewebe ist die primäre Rinde *R* gezwungen worden, in tangentialer

Richtung zu wachsen, indem ihre Zellen in dieser Richtung sich ausdehnen und durch radiale Längswände sich theilen. Die ursprünglichen Xylemtheile *x* sind noch erkennbar als Vorsprünge des Holzkörpers in das Mark hinein und werden jetzt zusammen als Markkrone bezeichnet. Die ursprünglichen Phloëmtheile der Fibrovasalstränge, welche bei *b b b* in *B* mehrere Gruppen von Bastfasern enthalten, sind viel weiter auseinander gerückt, weil das zwischenliegende Phloëm sich in tangentialer Richtung verbreitern musste, um dem Nachwuchs der secundären Gewebe von innen her folgen zu können. Es ist nun nicht bloß aus

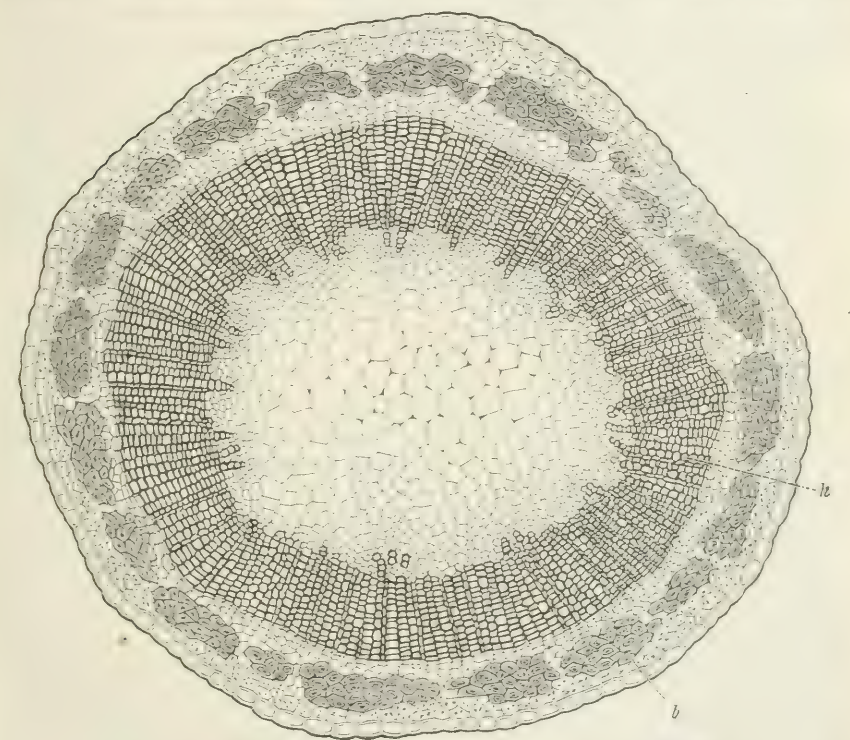


Fig. 139. Querschnitt des Stengels von Linum usitatissimum. Um das großzellige Mark geht der Holzring *h*, um welchen der Phloëmring mit den dickwandigen Bastzellen *b* sich erstreckt; um diesen geht eine dünne Rinde mit großzelliger Epidermis. Schwach vergrößert.

dem Fascicularcambium, sondern auch aus dem Interfascicularcambium nach innen zu secundäres Holz, nach außen zu secundäres Phloëm entstanden; *ifh* und *ifp* bezeichnen diese beiderlei Gewebe, welche aus dem Interfascicularcambium stammen, während *fh* und *p* vom Fascicularcambium gebildetes Holz und Phloëm bedeuten.

Es wird nun leicht sein, unsere schematische Figur *C* auf das wirkliche Querschnittsbild zu übertragen, welches jeder dicotyle Stengel, welcher durch secundäres Dickenwachsthum erstarkt ist, darbietet, und z. B. an dem Durchschnitte eines erwachsenen Flachsstengels in Fig. 139 die einzelnen Gewebe richtig zu deuten.

Die Elementarorgane, welche bei dem secundären Dickenwachsthum von dem Interfascicularcambium gebildet werden, stimmen überein mit denjenigen, welche das Cambium der Stränge selbst erzeugt. So gewinnt also sowohl der Holzring wie der Phloëmring eine in sich gleichartige Zusammensetzung und es wiederholen sich in beiden immer dieselben Formen von Elementargebilden, so lange auch der Cambiumring den secundären Dickenwachsthumsprocess fortsetzen mag. Die Elementarorgane selbst haben wir in § 19 näher betrachtet, es bedarf also hier keiner nochmaligen Beschreibung derselben. Nur auf einige bemerkenswerthe Verhältnisse mag hier noch aufmerksam gemacht werden, welche besonders bei den viele Jahre lang sich verdickenden Stämmen der gymnospermen und dicotylen Bäume zu Tage treten.

Der Zuwachs, welchen in gleichen Zeiten Phloëm und Xylem durch die Thätigkeit der Cambiumschicht erfahren, ist überall und bei den Holzpflanzen ganz besonders in dem Sinne ungleich, dass die Cambiumzellen viel öfter nach dem Xylem hin als nach dem Phloëm neue Zellen abscheiden. Daher erreicht der Holzkörper eine viel stärkere Zunahme als die secundäre Rinde, wie man an allen dickern Baumstämmen sofort erkennt. Im späteren Alter tritt hier in der secundären Rinde die in § 17 behandelte Borkebildung auf, wodurch dieses Gewebe äußerlich in dem Maße wieder verloren geht, als es von der Cambiumschicht aus regenerirt wird.

Der Holzkörper des Baumstammes nimmt dagegen fortdauernd an Umfang zu. Die in den auf einander folgenden Jahren erzeugten Holzzuwachse sind bei den tropischen Bäumen gewöhnlich nicht von einander zu unterscheiden. Wenn die Holzpflanzen dagegen in einem Klima wachsen, wo ihre Vegetationsperioden durch einen längeren kalten Winter unterbrochen sind, wie bei unseren einheimischen, so erkennt man die jährlich gebildeten Holzzuwachse im Stamme, sowie in jedem Aste und Zweige auf dem Querschnitte als deutlich von einander abgegrenzte concentrische Schichten, die man die Jahresringe nennt. Sie kommen dadurch zu Stande, dass das im Frühjahre gebildete Holz (Frühlingsholz) lockerer ist als das im Hochsommer gebildete sogenannte Herbstholz. Beide gehen innerhalb desselben Jahresringes allmählich ohne scharfe Grenze in einander über, während das dichte Herbstholz des vorhergehenden Ringes von dem lockeren Frühlingsholze des folgenden sehr scharf und ohne Uebergang abgegrenzt ist (Fig. 140, S. 199). Bei den Coniferen wird der Unterschied von Frühlings- und Herbstholz nur dadurch hervorgebracht, dass jenes weitere Tracheïden besitzt, während das im Hochsommer gebildete Holz aus engeren, zumal in der Richtung des Radius verengten und oft auch dickwandigeren Tracheïden besteht. Bei den Dicotylen kommt zu diesem Unterschied noch der andere hinzu, dass das Frühlingsholz viel reicher an weiten Gefäßen ist, welche im Herbstholz fehlen oder wenigstens seltener und enger sind.

Diejenigen zahlreichen Linien, welche auf dem Querschnitte des Holzkörpers die Jahresringe rechtwinkelig kreuzen und in radialer Richtung

das secundäre Holz und die secundäre Rinde durchsetzen, rühren von dem Strahlenparenchym oder den sogenannten Markstrahlen her, welche uns ebenfalls schon aus § 19 bekannt sind. Man sieht sie in der schematischen Fig. 138 *C* als schwarze Linien angedeutet, von denen die einen alle secundären Schichten ihrer ganzen Dicke nach durchsetzen, während andere mitten im secundären Holz und in der secundären Rinde aufhören; auch in Fig. 139, S. 197 sind sie deutlich als Reihen schmaler radial gestreckter Zellen unterscheidbar. Den Umstand, dass jeder Strahl ununterbrochen aus dem Holze, sowie aus der secundären Rinde nach dem Cambium läuft, brachten wir schon oben in Zusammenhang mit der Function des Strahlenparenchyms, welches Leitungswege der für die cambiale Thätigkeit erforderlichen Stoffe nach dem Cambium darstellt. Auch im Baumstamme springt dieses Princip in der Anordnung der Strahlen deutlich in die Augen, wie wir aus Fig. 141 erkennen können, die uns die Holzstrahlen, oder wie man sie hier auch nennt, Spiegelfasern in der radialen, tangentialen und Querschnittsansicht des Holzkörpers zugleich vorführt. Wir überzeugen uns dabei auch, dass der einzelne Strahl keineswegs den secundären Gewebekörper seiner

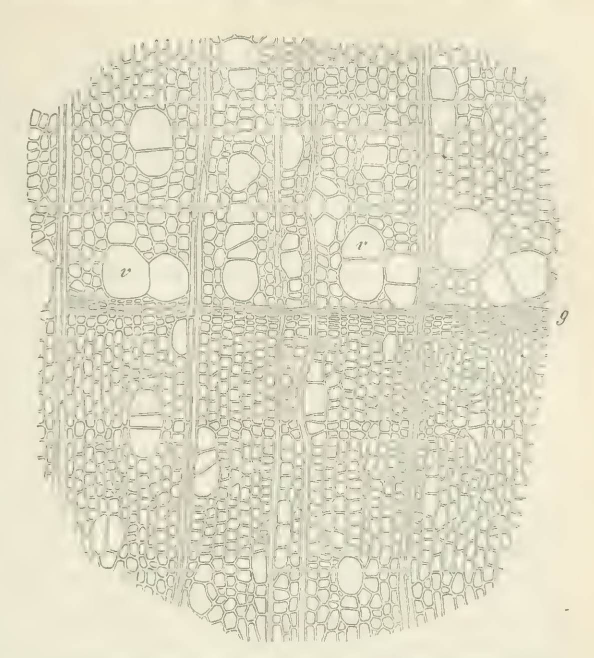


Fig. 140. Querschnitt aus dem Holze von Rhamnus Frangula; *g* das Herbstholz des älteren, *v v* Gefäße im Frühlingsholz des jüngeren Jahresringes. Nach ROSSMANN.

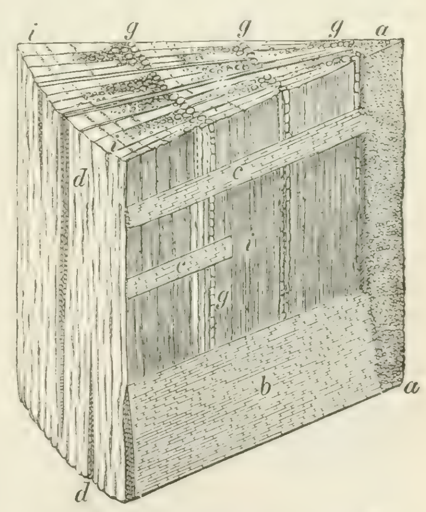


Fig. 141. Schema eines Holzkeiles; *a* das Mark, *b* und *c* Markstrahlen auf der radialen Fläche, *d* auf der tangentialen Fläche; *g* die Gefäßgruppen, welche auf dem Querschnitte als Porenringe sichtbar sind und das Frühlingsholz darstellen, *i* das Herbstholz, beide in ihrer Wechsellagerung die Jahresringe bildend; *a a i* radialer Längsschnitt; *d d* tangentialer Längsschnitt, *a i i* Querschnitt. Nach TH. HARTIG.

ganzen Länge nach durchsetzt, sondern nur eine gewisse, meist unbeträchtliche Höhe hat. Spaltet man das Holz in radialer Richtung, so sieht man die Strahlen en face, sie erscheinen meist als spiegelnde Bänder, die von innen nach außen das faserige Holzgewebe durchsetzen (c). Auf dem Tangentialschnitt (*d d*) sehen sie aus wie Keile, die in die Grundmasse des Holzes eingetrieben sind: dabei ist jeder Strahl oben und unten schneidig, dünn, in der Mitte seiner Höhe meist dicker, zuweilen aus mehreren Zellschichten zusammengesetzt, wie auch aus Fig. 126, S. 182 ersichtlich ist. Dies bewirkt, dass die longitudinal gestreckten Elemente des Holzes und der secundären Rinde mehr oder minder hin und her gebogen sind.

Außerdem kommen im Holze noch gewisse Structurverhältnisse innerhalb jedes Jahresringes vor, welche für die einzelnen Baumspecies charakteristisch sind und besonders mit zur Diagnostik der Hölzer benutzt werden. Sie beruhen auf der Vertheilung der einzelnen Gewebeelemente, aus welchen das Xylem zusammengesetzt ist. Den einfachsten Bau hat das Coniferenholz, weil es keine Gefäße besitzt, sondern aus lauter ziemlich gleichweiten Tracheïden zusammengesetzt, also homogen erscheint. Das Holz der Laubbäume zeigt mehr oder minder große Poren, welche von den weiten Gefäßen herrühren. Bei allen Laubbäumen walten diese Gefäße im Frühlingsholze des Jahresringes vor, während der übrige Theil des letzteren vorwiegend von den Libriformfasern gebildet wird; aber auch darin kommen Gewebegruppen vor, welche aus Gefäßen, Tracheïden und Holzparenchym bestehen. Diese Gruppen erscheinen bei manchen Hölzern in charakteristischer Anordnung: bald mehr wie isolirte Inseln, bald wie Bänder, welche in radialer oder in schiefer oder auch in tangentialer Richtung der aus Libriform bestehenden Grundmasse des Holzes eingelagert sind. Diese Verhältnisse, sowie ferner auch die Breite der Holzstrahlen, die Weite und Verdickungsformen der Gefäße etc. sind Momente, nach denen die specielle Holzanatomie die einzelnen Hölzer unterscheidet, worauf jedoch hier nicht näher eingegangen werden kann.

Bei vielen Hölzern unterscheidet man, wenn die Stämme hinreichend dick geworden sind, das sogenannte Kernholz (duramen) von dem Splint (alburnum). Jenes besteht aus den älteren inneren Jahresringen und ist dunkel (braun, roth, gelb, schwarz) gefärbt und fester, dichter; der Splint, aus den jüngsten Jahresringen bestehend, bildet um diesen Kern eine helle, weiße, mehr weiche Hülle. Die inneren Schichten des Splintes werden, indem das Cambium außen neue Holzlagen absetzt, nach und nach in Kernholz umgewandelt. Die Veränderungen bestehen hauptsächlich darin, dass die Zellwände sich dunkel färben, Gerbstoffe und bisweilen besondere Farbstoffe auftreten lassen, und dass die Lumina sämmtlicher Tracheen und Tracheïden durch eigenthümliche Ausfüllungen verstopft werden. Letztere können zweierlei Art sein. Entweder eine homogene knorpelartige Gummimasse (Kerngummi) von brauner Farbe, seltener eine harzartige Substanz, welche von den Nachbarzellen aus in das Gefäßlumen secernirt wird. Oder die Pflanze benutzt als Verschluss die sogenannten Thyllen. Dieses sind wirkliche Zellen, welche dadurch entstehen, dass sich eine oder mehrere der dem Gefäße angrenzenden Parenchymzellen durch einen Tüpfel der Wand des ersteren hindurch in das Gefäßlumen einstülpen, sich dort sackartig vergrößern, bis sie das letztere völlig ausfüllen. In ganz derselben Weise geht auch an jeder Wundblöße des Holzes, selbst an jüngeren Zweigen, die den Splint nach außen bedeckende verwundete Holzpartie durch Dunkelung der Zellmembranen und durch Ausfüllung der Gefäßlumina mittelst Gummipfropfen (Wundgummi) in einen dem Kernholze analogen Zustand (Schutzholz) über. Die physiologische Bedeutung dieser Verschlusseinrichtungen werden wir in der Physiologie als Mittel zum Abschluss der Binnenluft des Gefäßsystemes und zur Ausschaltung der betreffenden Theile aus den Leitungsbahnen für Wasser

an allen von Zerstörung bedrohten Stellen des Holzsystemes kennen lernen. Außerdem wird durch die Eigenschaften des Kern- und Schutzholzes ein Widerstand gegen Fäulniss erlangt. Sehr scharf abgegrenzt ist der Unterschied von Kernholz und Splint z. B. bei Quercus robur, Juglans regia, Prunus, Robinia Pseudacacia und besonders bei den Farbhölzern, denn diese stellen immer das Kernholz der betreffenden Bäume dar, bei denen der Splint meist hell wie gewöhnlich ist, z. B. beim Rothholz (Caesalpinia echinata), beim Blauholz (Haematoxylon campechianum), beim braungrünen Pockholz (Guajacum officinale), sowie beim schwarzen Ebenholz (Diospyros Ebenum). Bei manchen Bäumen, z. B. bei der Birke, bei der Tanne u. a. giebt es kein Kernholz (Splintbäume); doch ist es noch fraglich, ob hier nur die Färbung oder auch die Verstopfung unterbleibt. In jedem Kern- und Schutzholz verschwinden die übrigen Zellinhaltsbestandtheile, z. B. die Stärke aus den Holzparenchym- und Holzstrahlzellen. Vergegenwärtigen wir uns, dass in den Stämmen alter Bäume immer nur die jüngsten, äußersten Jahresringe des Holzkörpers den Charakter von Splint haben und also allein leitungsfähig für Wasser sind, so muss schon dies allein zu dem nothwendigen Schlusse führen, dass das Gefäßsystem der Splintlage, vorwiegend das des letzten Jahresringes, durch die ganze Verzweigung des Baumes bis zu den diesjährigen blättertragenden Zweigen ein in sich zusammenhängendes und wasserleitendes Ganzes sein muss, worauf Wieler besonders hingewiesen hat. Die thatsächliche Continuität desselben vom Stamme aus sowohl nach den Blättern wie nach den jüngsten Wurzelzweigen hin ist auch leicht zu begreifen, wenn man bedenkt, dass die Zahl der Jahresringe nach den jüngsten Auszweigungen des Baumes hin stetig abnimmt, und dass in den letzteren nur erst ein Jahresring vorhanden ist, welcher das oberste Ende des jüngsten Splintringes aller tiefer befindlichen Theile der Aeste und des Stammes darstellt.

3. Anormale Dicotylenstämme. Bei manchen Dicotylen erfolgt das secundäre Dickenwachsthum des Stammes nach einem anderen Typus als dem, der im Vorhergehenden als der normale hingestellt worden ist. Wir wollen im Folgenden nur die auffallendsten dieser Abweichungen aufführen.

a. Die Thätigkeit des ursprünglich angelegten Cambiums erlischt bald; dafür werden aus einem Meristem in der umgebenden Rinde neue Stränge erzeugt, die sich ebenfalls durch Cambium verdicken und dann wiederum aufhören, worauf in einem neuen Meristem ein neuer Kreis von Strängen entsteht. Der Holzkörper besteht daher schließlich aus keiner zusammenhängenden Holzmasse, sondern aus concentrischen Lagen von isolirten Fibrovasalsträngen. Hierher gehören die Gymnospermengattung Gnetum und die Schlingpflanzenfamilie Menispermaceen, wo die Bündelkreise in der primären Rinde entstehen, sowie die Dilleniaceen, Leguminosen, die Lianengattungen Bauhinia und Caulotretus, manche Polygalaceen (Securidaca, Comesperma), Cissus, Phytocrene und manche Phytolaccaceen, wo die secundäre Rinde die neuen Bündelkreise erzeugt.

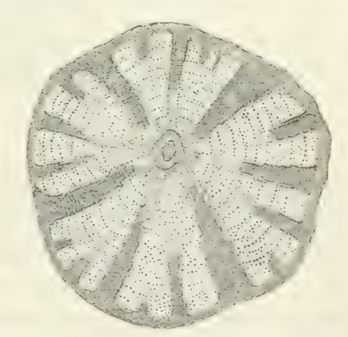


Fig. 142. Querschnitt eines Lianenstammes (von Bignonia), dessen Holzkörper durch zahlreiche von Phloëmkeilen ausgefüllte Furchen, die in verschiedenem Alter entstanden sind, zerklüftet ist.

b. Die Stämme der Bignoniaceen und Malpighiaceen, ebenfalls kletternde Lianen, besitzen auch einen Holzkörper, welcher durch Schichten eines dem Rindengewebe ähnlichen Parenchyms in eine Anzahl isolirter Partien zertheilt erscheint, von denen nur die äußeren in Fortbildung sich befinden (Fig. 142). Hier handelt es sich aber nicht um eine Neubildung von Fibrovasalsträngen außerhalb der vorhandenen, sondern es findet innerhalb des Strahlenparenchyms und der die

Gefäßbündel transversal durchschneidenden Holzparenchymschichten nachträglich eine starke Zellvermehrung statt. Sämmtliche hierdurch aus einander gerückte Holzkörper sind daher nur Stücke des ursprünglichen Gefäßbündelkreises. Manchmal wird dabei der Holzkörper nicht vollständig zertheilt, sondern nur mehrlappig; die tief einschneidenden Ausbuchtungen erscheinen von außen als tiefe, meist spiralig verlaufende Rinnen. Bei manchen Bignoniaceen bildet der Holzkörper im Querschnitt ein vierarmiges Kreuz, dessen Arme durch sehr breite keilförmige markstrahlähnliche weichere Gewebemassen getrennt sind, welche außen in die den Stamm mehr abrundende Rinde übergehen. Diese Keile sind als Phloëm zu betrachten, so dass also das Cambium an den einen Stellen relativ mehr Holz, an den anderen relativ mehr Phloëm bildet. Allein es kommt hinzu, dass die Keilbildung auf einer Schiefstellung gewisser Tangentialwände in der Cambiumregion beruht, indem aus der schief getheilten Cambiuminitiale zwei später fast radial erscheinende Zellreihen hervorgehen, von denen die eine dem Xylem, die andere dem Phloëmkeile hinzugefügt wird.

c. Die Stämme der schlingenden Sapindaceen, besonders der Gattung Serjania, zeigen im Querschnitt drei oder mehr ganz von einander gesonderte Holzkörper (Fig. 143). Jeder derselben hat den Bau eines normalen Dicotylenstammes; von seinem centralen Marke aus gehen Strahlen nach seiner Peripherie. Jeder ist umgeben von einer dünnen secundären Rinde, durch welche sie zugleich unter einander zu einem Ganzen verbunden sind. Gewöhnlich ist der mittlere dieser Holzkörper viel stärker entwickelt; die dünneren äußeren Holzkörper erscheinen von außen gesehen als Wülste, welche unten aus dem mittleren großen hervortreten und oben wieder mit ihm verschmelzen. Die scheinbar selbständigen Holzkörper sind also doch nur Ausfaltungen des einheitlichen Hauptholzkörpers. Allein diese Abnormität wird nach Nägeli schon bei der Anlage der Fibrovasalstränge veranlasst, dadurch, dass diese nicht in einem Kreis geordnet sind, so dass ein einzelner Cambiumring sie gar nicht alle würde vereinigen können.

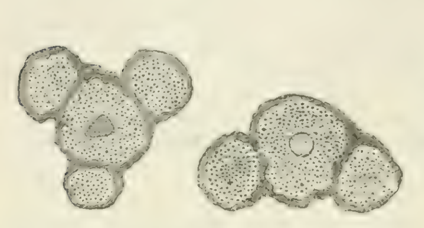


Fig. 143. Querschnitte von Lianenstämmen (von Serjania paniculata Kth.), aus zwei verschiedenen Höhen des Stammes; außer dem Hauptholzkörper mit deutlichem Marke sind noch zwei, beziehendlich drei Außenholzkörper vorhanden.

4. Der Typus der Wurzeln. Wenn Wurzeln nachträglich in die Dicke wachsen, wie es bei den dickwerdenden Hauptwurzeln vieler dicotylen Kräuter und besonders bei den Wurzeln der gymnospermen und dicotylen Holzpflanzen der Fall ist, so unterscheidet sich dies von dem Dickenwachsthum der Stämme der nämlichen Pflanzen eigentlich nur durch das erste Zustandekommen des Cambiumringes. Dies rührt daher, dass in den Wurzeln das Phloëm nicht außerhalb vor den Xylemsträngen liegt, sondern mit diesen am Umkreis der axilen Fibrovasalkörper abwechselnd gelagert ist, wie wir es aus § 20 wissen. Die Entstehung des Cambiumringes bei Phaseolus multiflorus ist aus Fig. 144 ersichtlich. Wir erkennen die vier primären Gefäßgruppen, deren älteste Gefäße *p* am Umfange liegen, während die jüngeren aber weiteren *gg* an das markartige Parenchym *M* grenzen. Zwischen je zwei Gefäßgruppen liegt ein breites Phloëmbündel *b*. Die auf der Innenseite einer jeden der letzteren liegenden Zellen haben sich bereits wiederholt durch tangentiale Längswände getheilt, und so ist dort bereits eine aus radialen Zellreihen

bestehende Cambiumschicht *c* entstanden; einige der innersten Cambiumzellen haben sich auch schon erweitert *g'g'* zu den ersten secundären Gefäßen, während aus anderen dieser Cambiumzellen prosenchymatische und parenchymatische Holzzellen werden. Da nun die hinter jedem Phloëmbündel liegende Cambiumschicht auf ihrer Innenseite fortdauernd Xylemelemente erzeugt, so entsteht ein vierstrahliges Kreuz von Holzgewebe (Fig. 145 bei schwächerer Vergrößerung), dessen vier Arme in ihrer Lage den vier primären Phloëmbündeln *b*, *b*, *b*, *b*, entsprechen, wie der Vergleich von Fig. 144 u. 145 zeigt. Auch entsteht auf der Außenseite dieser Cambiumschichten eine Zone secundären Phloëms. Der

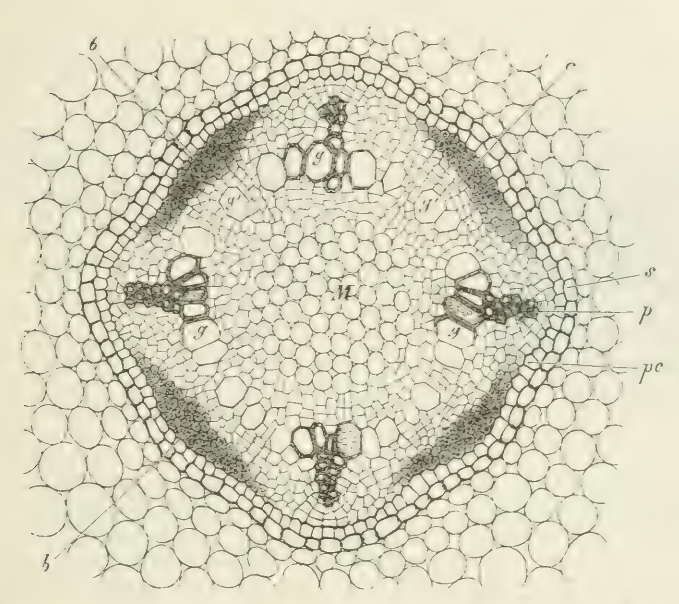


Fig. 144. Querschnitt der Hauptwurzel einer Keimpflanze von Phaseolus multiflorus; *M* Mark, bei *g* die weiten Gefäße der vier Gefäßstrahlen, welche bei *p* die primordialen engen Gefäße zeigen; *b* die vier Siebtheile, mit den Gefäßgruppen abwechselnd; *pc* das Pericambium; *s* die Endodermis; bei *c* die später sich bildende Cambiumschicht hinter den Siebtheilen, bei *g'* haben sich bereits einige dieser Cambiumzellen zu den ersten secundären Gefäßen ausgebildet. Nach Sachs.

Abschluss dieser vier Cambiumschichten zu einem zusammenhängenden Cambiumring kommt nun dadurch zu Stande, dass vor jeder der vier Gefäßgruppen (*p* in Fig. 144) ebenfalls eine Meristemschicht entsteht (vgl. besonders Fig. 146). Diese erzeugt jedoch bei Phaseolus und manchen anderen Pflanzen nicht Xylem und Phloëm, sondern nur Strahlenparenchym, welches als vier breite Strahlen mit den ursprünglichen vier Gefäßgruppen auf denselben Radien liegt. In anderen Fällen dagegen bildet auch dieses vor den primären Gefäßen liegende Cambium nach innen Holz, nach außen Phloëm, und so entsteht ein compacter Cylinder secundären Holzes, der gerade so von einem fortdauernd thätigen Cambiumring und außen von einer Schicht secundärer Rinde umgeben

ist und unbegrenzt in die Dicke wächst, wie es im Stamme der Fall ist. Der Holzkörper, welcher auf diese Weise bei den Wurzeln der Holzpflanzen entsteht, zeigt dann in seinem Baue in allen Beziehungen so große Uebereinstimmung mit demjenigen des Stammes, dass man nicht immer im Stande ist, das Wurzelholz vom Stammholz zu unterscheiden. Im Allgemeinen pflegt das erstere weicher zu sein, d. h. die Membranen, besonders diejenigen der Libriformzellen, sind minder stark verdickt als es im Stammholze der Fall ist. Sehr häufig besteht aber das secundäre Holz der Wurzeln sogar vorwiegend aus saftigem unverholztem Parenchym, in welchem die spärlich vorhandenen Gefäße, umgeben von

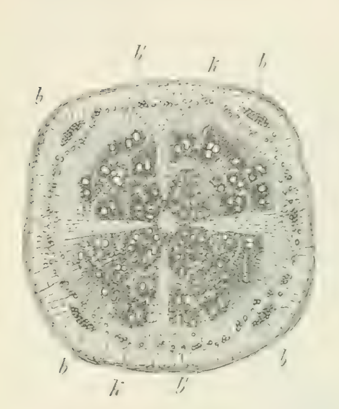


Fig. 145. Querschnitt durch den oberen Theil einer Hauptwurzel von Phaseolus multiflorus; weniger vergrößert als Fig. 144. Bei der Vergleichung der beiden Figuren ist die übereinstimmende Lage der primären Phloëmtheile $b\,b$ zu beachten. Nach Sachs.

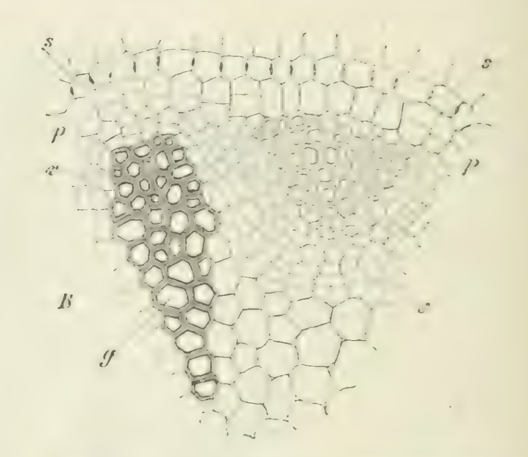


Fig. 146. Querschnitt eines radialen Fibrovasalstranges der Hauptwurzel von Vicia Faba nach Beginn des secundären Dickenwachsthums. Zwischen dem Holztheil g und dem Phloëmtheil hat sich ein secundäres Cambium c gebildet, welches in das Pericambium p sich fortsetzt; s Endodermis. Nach Haberlandt.

wenigen verholzten Zellen, als vereinzelte Gruppen auftreten. Dieses ist besonders in den dicken fleischigen Wurzeln gewisser Kräuter der Fall, wie bei der cultivirten Runkelrübe (Beta vulgaris), bei der cultivirten Mohrrübe (Daucus Carota), bei Rheum Rhaponticum, Inula Helenium und vielen anderen. Das Zurücktreten des mechanischen Gewebes in der Wurzel zeigt sich auch in der secundären Rinde, indem diese ebenfalls zu reichlicher Parenchymbildung bei geminderter Ausbildung von Bastfasern neigt.

Literatur. Unger, Bau und Wachsthum des Dicotyledonenstammes. Petersburg 1840. — Nägeli, Ueber das Wachsthum des Stammes und der Wurzel. Beitr. z. wissensch. Botanik. Leipzig 1858. Heft I. — Millardet, Sur l'anatomie et le developpement du corps ligneux dans le genre Yucca et Dracaena. Mem. de la société impér. des sc. de Cherbourg. XI. 1865. — Wossidlo, Wachsthum und Structur der Drachenbäume. Breslau 1868. — Falkenberg, Vegetationsorgane d. Monocotyledonen. Stuttgart 1876. — Röseler, Dickenwachsthum und Entwickelungsgeschichte der secundären Gefäßbündel bei den baumartigen Lilien. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XX.

1889. pag. 292. — van Tieghem, Recherches sur la symmétrie etc. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XIII. — Th. Hartig, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen. Bot. Zeitg. 1859. — Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen. Berlin 1851. — Sanio, Vergleichende Untersuchung über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Zeitg. 1863. — J. Möller, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzkörpers. Wien 1876. — Nördlinger, Anatomische Merkmale der wichtigsten deutschen Wald- und Gartenholzarten. Stuttgart 1881. — H. Fischer, Beitrag zur vergleich. Anatomie des Markstrahlgewebes und der jährlichen Zuwachszonen. Flora 1885. — Abromeit, Ueber die Anatomie des Eichenholzes. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XV. pag. 209. — R. Hartig, Das Holz unserer deutschen Nadelwaldbäume. Berlin 1885. — Solereder, Ueber den systematischen Werth der Holzstructur bei den Dicotyledonen. München 1885. — Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holze der dicotyl. Laubbäume. Berlin 1879. — Russow, Zur Kenntniss des Holzes. Botan. Centralbl. 1883. — Krah, Vertheilung der parenchymatischen Elemente im Xylem und Phloëm der dicotylen Laubbäume. Berlin 1883. — Paul Schulz, Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berlin 1882. — Kleeberg, Die Markstrahlen der Coniferen. Botan. Zeitg. 1885. Nr. 43—46. — Krabbe, Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes etc. Abhandl. der Akad. d. Wiss. Berlin 1884. I. — Frank, Ueber Gummibildung im Holze und deren physiologische Bedeutung. Ber. d. deutsch. bot. Ges. II. 1884. pag. 321. — Temme, Ueber Schutz- und Kernholz. Landwirthsch. Jahrbücher 1885. pag. 476. — Mer, Recherches sur la formation du bois etc. Bull. de la soc. bot. de France. 1887. pag. 341. — Praël, Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIX. 1888. — Wieler, Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums. Pringsheim's, Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII. 1887. — Ueber Thyllen: Ungenannter in Botan. Zeitg. 1845. pag. 225. — Reess, daselbst 1868. pag. 1. — Unger, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1867. — Böhm, daselbst 1867. — Molisch, daselbst 1888. pag. 264.

Ueber abnorme Holzbildungen: Crüger, Botan. Zeitg. 1850 u. 1851. — Nägeli, Dickenwachsthum des Stammes in der Anordnung der Gefäßstränge bei den Sapindaceen. München 1864. — Eichler, Ueber Menispermaceen. Densksch. d. k. bayer. bot. Gesellsch. zu Regensburg 1864. Bd. V. — Sanio, Botan. Zeitg. 1864. pag. 193. — Askenasy, Botanisch morphologische Studien. Frankfurt a. M. 1872. — de Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877. — Warburg, Bau und Entwickelung des Holzes von Caulotretus. Botan. Zeitg. 1883. Nr. 38—42. — P. Schulz, Dickenwachsthum von Bignonia. Flora 1884. — Hovelacque, Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées etc. Paris 1888. — Robinson, Stammanatomie von Phytocrene. Bot. Zeitg. 1889. pag. 645.

§ 22. **Das Grundgewebe.** Diejenigen Gewebemassen eines Pflanzentheiles, welche übrig bleiben, wenn man von dem Hautgewebe und den Fibrovasalsträngen absieht, bezeichnet man mit dem vorstehenden Ausdrucke, weil sie die eigentliche zusammenhängende Grundmasse bilden, in welche die Fibrovasalstränge als mehr oder weniger isolirte Fäden eingesetzt sind. Wenigstens ist dieses Verhältniss in den Blättern, in den Früchten, sowie in den Stengel- und Wurzelorganen jüngeren Alters deutlich ausgesprochen, während allerdings in den älteren Stämmen und Wurzeln, besonders bei den Holzpflanzen, wie wir im vorigen Paragraphen gesehen haben, die durch das nachträgliche Dickenwachsthum der Cambiumschicht gebildeten secundären Gewebe der Fibrovasalstränge zur Hauptmasse des Gewebes werden.

Die gewöhnlichste Form des Grundgewebes sind Parenchymzellen, welche luftführende Intercellulargänge zwischen sich bilden, mit ver-

hältnissmäßig dünnen Membranen und weitem saftführendem Innenraum, welcher meist assimilirte Nährstoffe enthält. Wo die Fibrovasalstränge in einem Pflanzentheile kreisförmig angeordnet sind, nennt man das von denselben umschlossene Grundgewebe Mark, und das äußere die Stränge umhüllende die primäre Rinde; die seitlich zwischen den Strängen vorhandenen Partien des Grundgewebes, welche Mark und Rinde verbinden, die Markverbindungen oder Markstrahlen. Bilden die Fibrovasalmassen einen axilen Cylinder, wie in den Wurzeln und in manchen Stengeln, so ist das Grundgewebe nur in Form einer primären Rinde entwickelt.

1. In den Wurzeln, in den Stengeln und deren Zweigen, in den Blattstielen und Blattrippen werden Nährstoffe und assimilirte Stoffe in der Längsrichtung geleitet. Dieser Stofftransport findet im Grundgewebe dieser Organe statt, und das letztere hat daher hier die Function des Stoffleitungsgewebes. Wie in der Physiologie näher erörtert wird, findet die Leitung dieser Stoffe mittelst der Diosmose von Zelle zu Zelle statt. Das Grundgewebe entspricht hier auch in seiner Beschaffenheit diesem Zwecke vollkommen: es hat geräumige Zellen, welche innerhalb eines dünnen Protoplasmasackes einen großen Saftraum einschließen, in welchem die in diosmotischer Wanderung begriffenen Stoffe aufgelöst enthalten sind; die Membranen dieser Zellen sind meist sehr dünn, unverholzt, oft auch mit Tüpfeln behufs leichteren Stoffverkehres ausgestattet. In den Zellen des Markes und der Rinde der genannten Organe sind Zucker, Asparagin, oft auch Nitrate in auffallender Menge nachweisbar; es sind dies gerade die in Wanderung begriffenen Stoffe. Gewöhnlich sind Mark- und Rindenzellen in der Längsrichtung des Organes mehr oder weniger gestreckt, so dass sie ungefähr cylindrische oder prismatische Gestalt besitzen; überdem sind sie meist sehr deutlich in longitudinale Reihen geordnet, was beides die diosmotische Fortleitung der in diesen Zellen enthaltenen Lösungen in der Längsrichtung des Organes begünstigt.

Bei manchen Pflanzen werden gewisse Partien des anfangs leitenden Grundgewebes frühzeitig functionslos; sie verwandeln sich in ein nur luftführendes, weißes, schwammig-markiges Gewebe. Besonders ist dies mit dem Marke der Stengel und stengelförmigen Blätter vieler Pflanzen der Fall: während es in den jungen wachsenden Organen saftig ist, nimmt es nach Abschluss des Längenwachsthums die bezeichnete Beschaffenheit an. Dies geschieht entweder dadurch, dass die Parenchymzellen ohne ihre Gestalt zu ändern nur ihren Inhalt verlieren und Luft an dessen Stelle treten lassen; so entsteht z. B. das weiße Mark des Hollunders und anderer Holzpflanzen. Oder die Zellen nehmen frühzeitig durch localisirtes Wachsthum eine sternförmige Gestalt an, wobei ihre Fortsätze in gegenseitigem Zusammenhange bleiben und große luftführende Intercellularen zwischen ihnen entstehen; so besonders in dem weißen Marke mancher Juncus- und Scirpus-Arten. Vollständig verschwinden kann das Mark, wenn es im noch völlig unerwachsenen Zustande des Stengel- oder Blattorganes zu wachsen aufhört und die oben § 12 erwähnten Markhöhlen an dessen Stelle treten, die jedoch in der Regel an den Knoten, wo solche vor-

handen, durch ein Diaphragma aus festem, von Fibrovasalsträngen durchzogenem Grundgewebe unterbrochen sind Stengel der Equisetaceen, Gramineen, Umbelliferen, Taraxacum, Dipsacus etc.).

2. Sehr häufig übernimmt das Grundgewebe die Rolle eines Speichergewebes, d. h. seine Zellen dienen zur vorübergehenden Aufbewahrung von assimilirten Reservestoffen, welche in einer künftigen Jahreszeit gebraucht werden und dann wieder aus diesen Zellen verschwinden. Die Mark- und Rindezellen von Stengel- und Wurzelorganen, welche zur Vegetationszeit der Stoffleitung dienten, können während der Vegetationsruhe diese Rolle übernehmen. Bei den perennirenden Pflanzen ist dann das Lumen der betreffenden Zellen meist reichlich mit Stärkemehlkörnern erfüllt. In den Zweigen der Holzpflanzen haben die Markzellen häufig verholzte Membranen: sie sind aber trotzdem dieser Stoffbildungen fähig, denn auch sie erfüllen sich vor Beginn des Winters mit Reservestärke. Die wohl ausgebildeten Tüpfel, welche die verholzten Markzellen besitzen, begünstigen jedenfalls die Permeabilität ihrer Membranen für Lösungen. Wenn eine Pflanze besondere morphologische Organe als Reservestoffbehälter besitzt, wie z. B. die Knollen der Kartoffelpflanze, viele knollenförmige Rhizome oder rübenförmige Wurzeln, da ist gewöhnlich ein stark entwickeltes parenchymatisches Grundgewebe vorhanden, welches die Hauptgewebemasse des ganzen Organes darstellt und dessen Zellen möglichst dünne Wände, aber ein sehr weites Lumen besitzen, welches dann mit Stärkekörnern ganz vollgepfropft wird, beziehendlich eine ziemlich concentrirte Zucker- oder Inulinlösung enthält, je nachdem dieses oder jenes Kohlenhydrat die Form des Reservematerials darstellt. In den Samen stellt entweder das stark entwickelte Grundgewebe der Cotyledonen oder, wenn diese klein bleiben, ein nicht zum Embryo gehöriges, besonderes Gewebe (Endosperm) das Speichergewebe der Reservenahrungsstoffe des Keimlinges dar. — Auch bei den saftigen zuckerreichen Früchten ist das Grundgewebe mächtig entwickelt und bildet dünnwandige, relativ sehr weite Parenchymzellen, in welchen die zuckerhaltigen Säfte sich ansammeln. Bei den Beerenfrüchten besteht das Grundgewebe ganz aus solchem Fruchtfleisch, und zahlreiche relativ dünne Fibrovasalstränge durchziehen dasselbe in den verschiedensten Richtungen und anastomotischen Verbindungen. Bei den Steinfrüchten wird eine innere Zone des Grundgewebes sclerotisch und dient als Kern zu mechanischem Schutze des Samens, während die äußere Zone als saftreiches, Zuckerlösungen aufspeicherndes Gewebe sich ausbildet. Die mächtigen Vergrößerungen, welche viele saftigen Früchte während ihrer Reifung annehmen, werden oft durch einen besonderen fleischbildenden Verdickungsring (Sarcogen) veranlasst, indem eine meist hypodermale ringförmige Zone des Grundgewebes meristematisch wird und zu lebhafter cambialer Thätigkeit übergeht.

3. Eine sehr charakteristische Beschaffenheit nimmt das Grundgewebe an, wenn es als Assimilationsgewebe ausgebildet wird. Wir verstehen darunter das mit Chlorophyll ausgestattete, durch grüne Farbe

ausgezeichnete Gewebe; dieses hat die Aufgabe, die aus der Luft stammende Kohlensäure unter dem Einflusse des Lichtes zu zerlegen und zu kohlenstoffhaltigen Pflanzenstoffen zu assimiliren. Nur in Pflanzentheilen, welche dem Lichte zugänglich sind, ist Assimilationsgewebe zu erwarten. Immer sind es solche Partien des Grundgewebes, welche vermöge ihrer Lage in der Nähe der Oberfläche des Organes dem Lichte am besten zugänglich sind. Charakteristisch für das Assimilationsgewebe ist, dass ziemlich weite luftführende Intercellulargänge zwischen den Zellen vorhanden sind, und dass diejenige Partie der Epidermis, welche das Assimilationsgewebe bedeckt, immer durch einen großen Reichthum an Spaltöffnungen sich auszeichnet; es wird auf diese Weise, da das Intercellularsystem des Assimilationsgewebes in sich zusammenhängt und durch die Spaltöffnungen mit der Außenluft communicirt, jeder einzelnen chlorophyllhaltigen Zelle Luft direct zugeführt.

In fast allen am Lichte wachsenden Stengeln enthalten die Zellen des Grundgewebes, vorwiegend diejenigen, welche der Oberfläche zunächst liegen, also die der primären Rinde, soweit die letztere nicht aus mechanischen Zellen besteht, Chlorophyllscheiben, wenn auch in mäßiger Anzahl, wodurch die Rinde grüne Farbe erhält; das Grün ist freilich oft von außen durch ein graues oder braunes Periderm verdeckt, wie an den Zweigen aller Holzpflanzen. Aber die Stengel vieler krautartiger Pflanzen sehen ebenso grün aus wie die Blätter, und in diesem Falle sind gewisse über die ganze Peripherie des Stengels sich erstreckende Gewebecomplexe der primären Rinde außerordentlich chlorophyllreich und als typisches Assimilationsgewebe entwickelt. Die Halme der Equisetaceen, der Gramineen, Cyperaceen, Typhaceen, Juncaceen etc., die Blüthenschäfte vieler Liliaceen etc., sowie viele Dicotylenstengel, besonders aus den Familien der Umbelliferen, Compositen, Chenopodiaceen etc. bieten Beispiele hierfür; es finden sich unter diesen Pflanzen sogar manche, bei denen die Blattbildung reducirt und der Stengel der vorwiegende oder alleinige Träger des Assimilationsgewebes ist. Wir finden in solchen Stengeln unmittelbar unter der Epidermis die peripherische Zone der primären Rinde als grünes Assimilationsgewebe ausgebildet, während eine weiter nach innen liegende Zone der Rinde aus chlorophylllosen oder fast chlorophylllosen weiteren Zellen besteht. Die Zellen des Assimilationsgewebes haben hier sämmtlich oder wenigstens die der äußeren Schicht, die Neigung radial zur Stengelperipherie sich zu strecken, wodurch sie palissadenförmig neben einander angeordnet erscheinen. Dieser Ring von Assimilationsgewebe läuft entweder ununterbrochen um die ganze Peripherie des Stengels (Fig. 147, S. 209) oder er ist unterbrochen von Streifen mechanischen Gewebes (Bastfasergruppen oder Collenchym), so dass der Stengel auswendig helle und grüne Längsstreifen zeigt (Fig. 158).

Die wichtigsten Träger des Assimilationsgewebes sind die grünen sogenannten Laubblätter. Es hängt von der Gestaltung des Blattkörpers ab, welche Anordnung und Structur dieses Gewebe hier besitzt. In

Blättern von cylindrischer oder conischer, also stengelähnlicher Form ist ähnlich wie in den grünen Stengeln eine perpherische Zone des Grundgewebes als Assimilationsgewebe ausgebildet. Bei den gewöhnlichen dünnen blattartigen Blättern enthält die zwischen den Rippen befindliche eigentliche Blattmasse die chlorophyllhaltigen Zellen. Hier ist gewöhnlich das ganze Grundgewebe zwischen den Epidermen der oberen und der unteren Blattseite als Assimilationsgewebe ausgebildet und führt hier den Namen **Mesophyll** oder **Blattparenchym**. Seine vollkommenste und charakteristischste Entwickelung erreicht dieses Gewebe in den sogenannten bilateralen oder bifacialen Blättern, bei denen die morphologische Ober- und Unterseite ungleiche Beschaffenheit besitzen, und welche durch ihre heliotropischen Bewegungen immer in eine solche Lage sich versetzen, dass die Oberseite gegen das Licht, gemeinhin also nach oben gekehrt ist. Diejenige Hälfte des Mesophylls, welche hier dieser Lichtseite, also der morphologisch oberen Seite angehört, stellt das sogenannte **Palissadengewebe** (Fig. 148, S. 210) dar: es besteht aus einer oder mehreren Schichten schmaler, aber in der Richtung zur Blattfläche gestreckter Zellen, welche daher um das mehrfache länger als breit sind und einander parallel dicht beisammen ähnlich wie Palissaden stehen. Sie sind zugleich die an Chlorophyllscheiben reichsten Mesophyllzellen. Die der Blattunterseite angehörige Hälfte des Blattparenchyms besteht dagegen aus mehr isodiametrischen, sehr locker mit einander verbundenen und große Intercellulargänge zwischen sich lassenden, chlorophyllärmeren Zellen und wird deshalb als **Schwammparenchym** bezeichnet (Fig. 148). Dem stark entwickelten Intercellularsystem des Schwammparenchyms entspricht die Häufigkeit der Spaltöffnungen in der Epidermis der unteren Blattseite, während über dem viel engere Intercellulargänge bildenden Palissadengewebe die Epidermis der Oberseite weniger oder keine Spaltöffnungen aufweist. Das Schwammparenchym dient daher neben der Assimilation vorwiegend der Durchlüftung, während das Palissadengewebe wesentlich zur Assimilation bestimmt ist. Blattförmige Blätter, welche auf beiden Seiten gleichgebaut sind, sogenannte isolaterale Blätter wie die von Melaleuca, Eucalyptus,

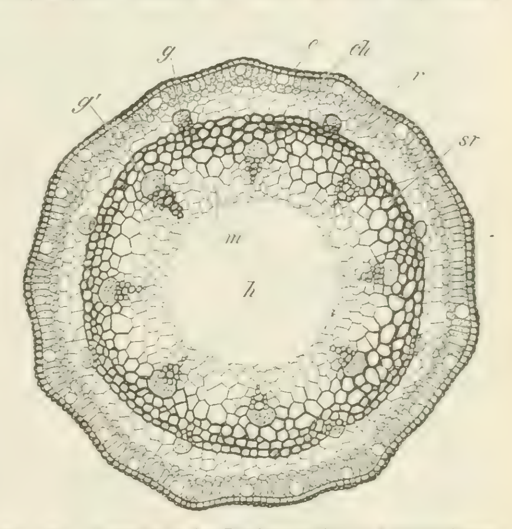


Fig. 147. Querschnitt des Blüthenschaftes von Allium Schoenoprasum: *e* Epidermis, *ch* chlorophyllführendes Assimilationsgewebe, *r* farbloses Grundgewebe der Rinde; *m* Markparenchym; *g g'* Gefäßbündel; *sr* der Sklerenchymring. Nach SACHS.

von einigen Acacia-Arten, von Lactuca scariola, Iris etc.), zeigen auf beiden Seiten ein gleich ausgebildetes, bald aus mehr oder weniger palissadenförmigen, bald aus mehr rundlichen chlorophyllreichen Zellen bestehendes und von Intercellularräumen durchzogenes Mesophyll; solche Blätter haben auch eine solche Lage zum Lichte, dass das letztere beiden Blattseiten gleichmäßig zugänglich ist. Es kommen auch Blätter vor, wo die morphologische Unterseite Palissadenparenchym, die obere Schwammparenchym besitzt; dann ist aber immer durch die Richtung des Blattes oder durch seine oberwärts eingerollte Form die Unterseite dem Lichte dargeboten, die andere demselben mehr entzogen. Auch giebt es einige Pflanzen, bei denen gewisse Stengelverzweigungen in der Form blattartiger Blätter ausgebildet sind, sogenannte Phyllocladien, die dann auch den entsprechenden Bau von Blättern mit Mesophyll annehmen. Doch ist die nähere Betrachtung dieser Blatt- und Stengelformen Gegenstand der Morphologie.

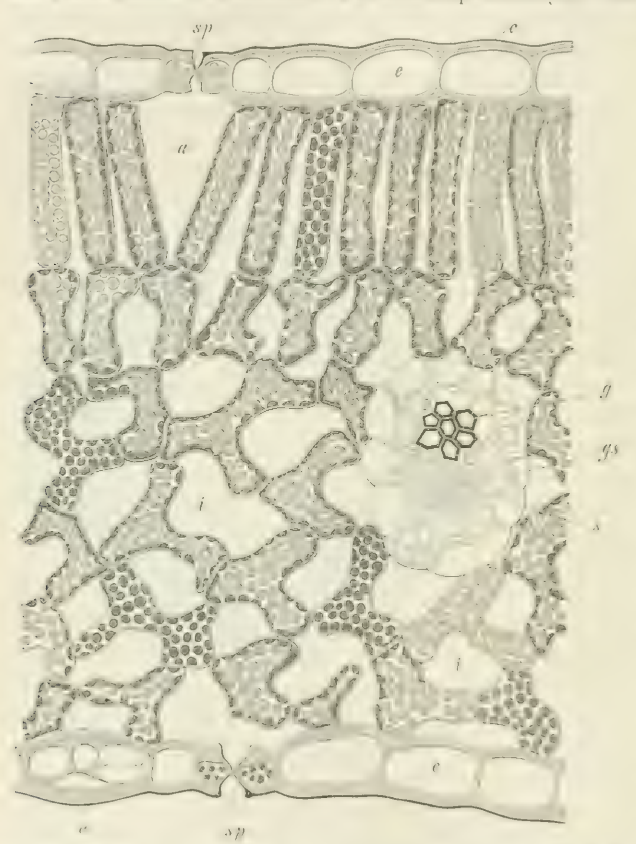


Fig. 148. Stück eines Querschnittes durch ein Laubblatt; *ee* Epidermis mit der Cuticula *c*; *gs* ein Gefäßbündel mit den Gefäßen *g* und dem Siebtheile *s*, umgeben von einer Gefäßbündelscheide von [illegible] chlorophylllosen Zellen, welche mit den Mesophyllzellen im Zusammenhange stehen. In der oberen Hälfte besteht das chlorophyllführende Mesophyll aus palissadenförmigen Zellen, bei *a* eine Athemhöhle unter der Spaltöffnung *sp*; der übrige Theil des Mesophylls ist Schwammgewebe mit großen Intercellulargängen *ii*; *sp* eine Spaltöffnung. Nach Sachs.

Bei den Thallophyten, soweit dieselben Chlorophyll besitzen, kann wegen des meist viel einfacheren Baues derselben von einem besonderen Assimilationsgewebe meist keine Rede sein. Die Algen enthalten in ihren sämmtlichen Zellen Chlorophyll. Die Moosblätter bestehen meist aus einer einzigen Schicht chlorophyllführender Zellen. Dagegen finden wir schon an den flachen Sprossen der Lebermoose, z. B.

Marchantia eine Differenzirung des Grundgewebes in ein der Unterseite angehöriges farbloses Parenchym und in ein aus chlorophyllführenden Zellen bestehendes und von lufthaltigen Interstitien durchsetztes Gewebe, welches unterhalb der mit eigenthümlichen Spaltöffnungen versehenen Epidermis der Oberseite gelegen ist. Ebenso ist in den Kapseln der meisten Laubmoose zwischen dem Sporensack und den Hautgeweben eine Schicht eines durch große Lufträume schwammigen grünen Gewebes zu finden.

Eine sehr eigenartige Beschaffenheit nimmt das Grundgewebe bei den Wasserpflanzen an durch die Bildung sehr großer Lufträume, welche wie Kammern zwischen längs- und quergerichteten einfachen Zellschichten erscheinen und deren Entstehung und Bau bereits in § 12, Fig. 68, S. 109 beschrieben worden ist. Die Zellen, aus welchen diese Form des Grundgewebes besteht, sind weite, ziemlich regelmäßig prismatische, saftführende, oft auch chlorophyllhaltige, also vorwiegend der Assimilation dienende Parenchymzellen.

Uebrigens werden auch nicht selten gewisse Schichten des Grundgewebes zu anderen physiologischen Leistungen herangezogen. Zur Verstärkung des Hautgewebes dient das oben S. 130 erwähnte dem Grundgewebe angehörige Hypoderma. Besonders aber zu mechanischen Zwecken sind gewisse peripherische Schichten des Grundgewebes der Stengel etc. ausgebildet, wie das Collenchym und das Sclerenchym, oder die aus mechanischen Zellen bestehenden Umscheidungen mancher Gefäßbündel oder Secretkanäle, sowie auch die einzeln im Grundgewebe mancher Pflanzentheile auftretenden Stereïden, Steinzellen u. dergl.: alle diese Bildungen sollen bei den mechanisch wirkenden Geweben in § 24 besprochen werden.

Literatur. Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856. I. pag. 245. — Nägeli, Beiträge zur wissensch. Botanik. I. Leipzig 1858. I. pag. 4. — Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. pag. 121. — Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Petersburg 1872. — Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII. 1882. — Nilsson, Studien über den Stamm als assimilirendes Organ. Referat in Just, Bot. Jahrb. f. 1887. pag. 635. — Ross, Assimilationsgewebe und Korkentwickelung armlaubiger Pflanzen. Freiburg 1887. — Vesque, Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille. Ann. des sc. nat. 1885. — Mahlert, Beiträge zur Anatomie der Laubblätter der Coniferen. Bot. Centralbl. XXIV. Bd. 1885. pag. 54. — Heinricher, Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der deutschen Flora. Pringsheim's Jahrb. XV. pag. 502. — Loebel, Anatomie der Laubblätter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889. pag. 38. — Tschierske, Vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte einiger Dryadeenfrüchte. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1886. pag. 580. — Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Wien und Leipzig 1889. pag. 313—326.

§ 23. **Das Secretionssystem.** Einige der in der Pflanze gebildeten Stoffe unterscheiden sich von der Mehrzahl der übrigen darin, dass sie aus dem Stoffwechsel ausgeschieden sind und bleiben: wir sehen sie aus den Organen, in denen sie sich abgelagert haben, nicht wieder

verschwinden und selbst beim natürlichen Tode des Pflanzentheiles unverändert bleiben. Sie dürfen also nicht verwechselt werden mit den Reservestoffen, welche in den oben besprochenen Speichergeweben nur zeitweise niedergelegt, später aber wieder aufgelöst und weiter verwendet werden. Man bezeichnet diese Stoffe als Secrete oder Excrete. Sie dienen ebenfalls bestimmten Lebenszwecken, die sehr verschiedener Art sind; jedoch gehört die Untersuchung ihrer Entstehung und Bedeutung in die Physiologie; anatomisch aber geben sich die secretbildenden Organe durch ihr Auftreten als wohl differenzirte Gewebearten zu erkennen. Bildungsorte solcher Secrete können nämlich verschiedenartige anatomische Organe sein: entweder gewisse einzelne Zellen des Grundgewebes in ihrem Zellinhalte — Secretzellen —, oder eigenthümliche Zellfusionen — Milchröhren —, oder Intercellularräume — intercellulare Secretbehälter —, oder endlich gewisse Elemente des Hautgewebes, nämlich gewisse Epidermis- oder Haarzellen, von denen ein Secret nach außen abgeschieden wird — Drüsen, genauer Hautdrüsen.

I. Secretzellen. Die im Grundgewebe mancher Pflanzen zerstreut liegenden isolirten eigenartigen Zellen, welche wir oben in § 13 als Idioblasten bezeichnet haben, sind, insoweit sie eigenthümliche Inhaltsstoffe führen, größtentheils Secretzellen, indessen ist noch nicht für alle hier vorkommenden Stoffe mit Sicherheit entschieden, ob sie Secrete sind oder nicht. Man kann sie nach der chemischen Natur ihres Secretes eintheilen:

1. Harz- und Oelzellen, welche mit Harz oder ätherischem Oele erfüllt sind, z. B. im Grundgewebe des Rhizoms von Acorus Calamus und der Zingiberaceen, in den Blättern und der Rinde der Lauraceen, in der Rinde von Canella, in den Fruchtschalen der Piperaceen etc. Diese Zellen haben dünne Membranen, welche nach Zacharias meist verkorkt sind.

2. Schleimzellen, welche Schleim entweder im Inhalte (Knollen von Orchis) oder in Form secundärer Verdickungsschichten der Membran (Rhizom von Althaea, Zimmtrinde, Blätter der Loranthaceen) enthalten.

3. Milchzellen, in denen ein sogenannter Milchsaft enthalten ist, wie er sonst der Regel nach in Milchröhren (s. unten) vorzukommen pflegt. In den Zwiebelschalen von Allium Cepa sind dies langgestreckte reihenweise übereinander stehende, mit reich getüpfelten Querwänden versehene Zellen, welche im Grundparenchym vertheilt sind. — Unter dem Namen Eiweißschläuche hat Heinricher den meisten Cruciferen eigene Idioblasten beschrieben, welche im Blattmesophyll, in der Rinde, im Marke und im Siebtheile der Stengel sowie auch in der Wurzel vorkommen und Eiweiß enthalten sollen. Diese Schläuche seien functionell gleichsam metamorphosirte Reste der den verwandten Papaveraceen zukommenden Milchröhren. Auch bei den verwandten Familien Capparideen und Fumariaceen wurden ähnliche Zellen beobachtet. Zopf fand bei der letztgenannten Familie als Analoga der Secretionsorgane der Papaveraceen schlauchförmige Idioblasten, die er als Gerbstoffschläuche charakterisirt, die jedoch nach

Heinricher oft keinen Gerbstoff, stets aber Oel neben Protoplasma enthalten.

4. Gerbstoffzellen. Gerbstoff ist oft kein eigentliches Secret; in vielen gerbstoffreichen Pflanzentheilen findet er sich im Inhalte der lebensthätigen Zellen der meisten parenchymatischen Gewebe. Doch ist er bisweilen auf besondere Idioblasten beschränkt, in denen er dauernd sich erhält. Dahin gehören die sogenannten Gerbstoffschläuche in den Blättern der Crassulaceen und Mesembryanthemaceen und im Marke von Sambucus nigra, wo sie zerstreut im Parenchym liegen als enge aber außerordentlich lange schlauchförmige Zellen von brauner Farbe. Im Siebtheile der primären Gefäßbündel finden sich Gerbstoffzellen bei Phaseolus; auch bei anderen Leguminosen kommen sie vor, desgleichen bei den Farnen in der Nähe der Fibrovasalstränge. Auch bei manchen Gerbstoffzellen ist die Membran verkorkt.

5. Aloëzellen, große, gestreckte, die Aloë im Zellinhalte gelöst enthaltende Zellen mit verkorkter Membran, welche vor den Gefäßbündeln in den Blättern der Aloë-Arten liegen.

6. Krystallzellen oder Krystallschläuche. Die bereits in der Zellenlehre besprochenen Zellen, welche krystallinisch ausgeschiedenes Calciumoxalat als vorwaltenden oder alleinigen Zellinhalt, oft zusammen mit Schleim, wie bei den raphidenführenden Schläuchen, enthalten, treten meist als Idioblasten des Grundgewebes auf; so im Mesophyll zahlreicher Blätter, im Parenchym vieler Blattstiele und Blattrippen (Fig. 28, S. 59), sehr häufig in der primären und secundären Rinde bei zahlreichen Pflanzen (Fig. 29, S. 60), besonders bei den Holzpflanzen, oft die Gefäßbündel und Bastzellgruppen begleitend. Auch bei diesen Zellen ist die Membran oft verkorkt.

II. Milchröhren oder Milchsaftgefäße. Manche Pflanzen haben die Eigenthümlichkeit, dass, wenn sie verletzt werden, sogleich ein milchartiger weißer oder gelber Saft aus ihrer Wunde sich ergießt. Dieser Milchsaft ist in einem besonderen anatomischen Elementarorgane, welches den milchsaftfreien Pflanzen fehlt, enthalten. Es sind die sogenannten Milchröhren, welche die Pflanzentheile als continuirliche, meist sehr reich verzweigte Röhren der ganzen Länge nach durchziehen (Fig. 149 und 150, S. 214). Sie besitzen eine eigene Membran, welche stets unverholzt und unverkorkt ist, aus reiner Cellulose besteht, und bald unverdickt, bald mehr oder weniger verdickt, aber meist ganz glatt ist. Der Milchsaft ist in der unverletzten Pflanze in diesen Röhren enthalten; er stellt eine Emulsion dar, d. h. es finden sich in ihm in eine klare Flüssigkeit eingebettet zahllose kleine Körnchen, welche hauptsächlich aus Kautschuk, auch aus Fett, Wachs und Harz bestehen; manchmal kommen auch Stärkekörnchen vor; in der Flüssigkeit gelöst sind Eiweiß, Gummi, Pectin, Gerbstoff, verschiedene Salze, besonders aber die giftigen Alkaloide. Hinsichtlich der Entstehung unterscheiden wir ungegliederte und gegliederte Milchröhren. Die ersteren entstehen aus einer einzigen Meristemzelle, welche zu einem langen oft sehr reich

verzweigten Schlauche auswächst, welcher seine Aeste zwischen das übrige Gewebe einschiebt. Sie haben also die Bedeutung von Zellen und würden streng genommen zu den Secretzellen zu rechnen sein, wenn nicht ihr ganzes Auftreten in der Pflanze sie wie ein Röhrensystem erscheinen ließe. Ihre Anlagen sind schon im Embryo der Pflanze nachweisbar, und die Enden der Milchröhren reichen vom Embryostadium an bis dicht unter die Vegetationspunkte und wachsen mit diesen weiter, zugleich Zweige in die seitlichen Wurzeln, Blätter und Knospen sendend. Die ungegliederten Milchröhren sind also Zellen von ungeheurer Länge, welche derjenigen der ganzen Pflanze gleich kommt. Sie finden sich bei

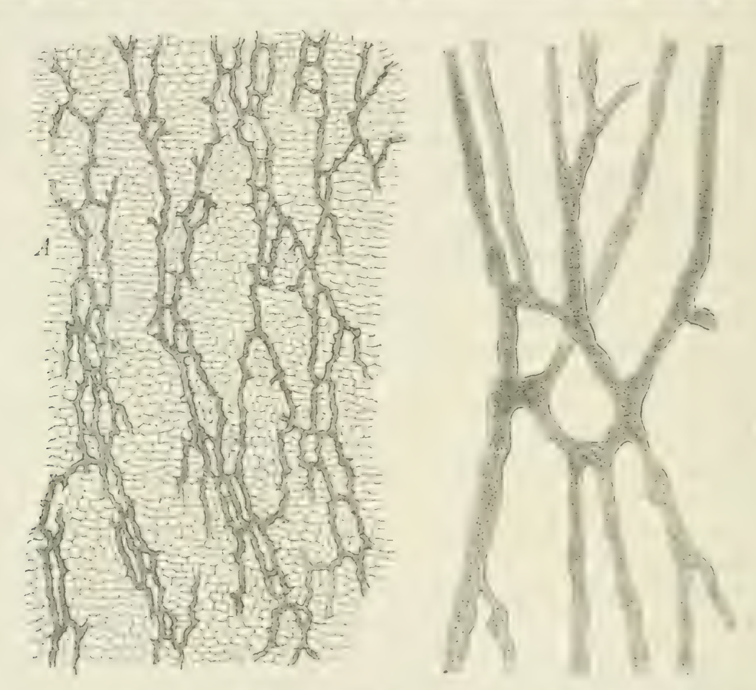


Fig. 149. Tangentialer Längschnitt durch das Phloëm der Wurzel von Scorzonera hispanica; im parenchymatischen Gewebe verlaufen zahlreiche, seitlich unter einander anastomosirende Milchsaftgefäße. Nach SACHS.

Fig. 150. Isolirte verzweigte Milchröhren aus der Frucht von Papaver somniferum. Nach VOGL.

den Euphorbiaceen, Artocarpaceen, Moraceen, Apocynaceen und Asclepiadaceen. Die gegliederten Milchröhren entstehen dagegen aus Reihen langgestreckter Meristemzellen, welche durch Resorption ihrer Querwände zu continuirlichen Röhren verschmelzen; sie haben also den Charakter von Zellfusionen. Sie bilden meist ein reich anastomosirendes Netz communicirender Röhren mit Maschen der verschiedensten Gestalt und Größe, welches meist dem parenchymatischen Grundgewebe eingesetzt ist; dieses Netz kommt dadurch zu Stande, dass die Röhren an zahlreichen Punkten Aussackungen treiben, welche sich zwischen die benachbarten Gewebs-

elemente eindrängen und zu Aesten auswachsen, die theils blind endigen, theils mit benachbarten Röhren oder deren Aesten durch Schwinden der Wand in offene Communication treten. Auch die gegliederten Milchröhren bilden ein in der ganzen Pflanze zusammenhängendes System, indem diejenigen der Wurzeln unter sich und mit denen des Stengels, sowie diejenigen des letzteren mit denen der Blätter und Früchte in Communication stehen. Hierher gehören die Milchröhren der Papaveraceen (Fig. 150, S. 214), Papayaceen, Cichoriaceen (Fig. 149, S. 214), Campanulaceen, Lobeliaceen, Aroideen und Musaceen.

Die Anordnung der gegliederten wie der ungegliederten Milchröhren ist immer derart, dass dieselben sowohl in den Wurzeln, als auch in den Stengeln und Blattstielen unmittelbar vor den Siebtheilen der Fibrovasalstränge stehen. Wenn milchsaftführende Pflanzen bicollaterale Gefäßbündel besitzen, so sind auch die markständigen Phloëmstränge mit Milchröhren vergesellschaftet; und diese stehen mit denen der anderen Phloëmstränge durch Zweige in Verbindung, welche durch das Strahlenparenchym verlaufen. Selbst allen Verzweigungen der Rippen und Nerven des Blattes und der Fibrovasalstränge in den Früchten pflegen die Milchröhren zu folgen, um endlich im Mesophyll des Blattes blind zu endigen, bisweilen bis an das subepidermale Gewebe vordringend, was sie übrigens auch in der Stengelrinde mancher Pflanzen, sowie in der Fruchtschale bei Papaver thun. Ebenso oft kommen sie im Phloëm selbst vor, also auch in der secundären Rinde, wo solche entsteht. So bilden sie in manchen Wurzeln mit Siebelementen gemischt rundliche Gruppen, welche zu concentrischen Zonen, wie bei Taraxacum officinale, oder zu radialen Strahlen angeordnet sind, wie bei Cichorium Intybus.

Die Lage der Milchröhren in der Nähe der Oberfläche und ihr Eindringen in sämmtliche Theile der Pflanze hat zur Folge, dass bei der geringsten Verletzung der Pflanze Milchsaft aus der Wunde hervordringt. Vielleicht ist dieses der eigentliche Zweck dieses Saftes. Die bitteren und narkotischen Eigenschaften desselben verleiden den kleinen thierischen Feinden der Pflanze weitere Zerstörungen, und da der Milchsaft an der Luft gerinnt, so bildet er zugleich über der Ausflussstelle einen Wundverschluss. Ist der Milchsaft ein solches Präservativmittel gegen Verwundung, womit auch sein ganzes Auftreten, zumal auch seine Beziehung zu den Fibrovasalsträngen, die eines besonderen Schutzes bedürftig erscheinen, gut übereinstimmt, so verliert die bislang von den meisten Forschern gehegte Ansicht viel an Wahrscheinlichkeit, dass die Milchröhren zur Leitung plastischer Stoffe in der Pflanze bestimmt seien, wofür sich nie ein rechter Beweis hat finden lassen.

III. Intercellulare Secretbehälter. Bei sehr vielen Pflanzen kommen die Secrete innerhalb intercellularer Behälter vor. Dieselben sind ihrer Entstehung nach zweierlei Art, wie schon oben in § 12 hervorgehoben wurde: 1. schizogene Secretbehälter, welche durch Auseinanderweichen ursprünglich verbundener Zellen entstehen. Sie

gehen oft aus einer Anfangszelle oder aus einer Reihe solcher Initialzellen hervor, indem dieselben sich kreuzweis in vier Tochterzellen theilen, welche an ihrer gemeinsamen Berührungskante aus einander weichen; bisweilen erfolgt auch eine bloße Zweitheilung der Initialzelle, deren beide Tochterzellen dann in Form einer Spalte von einander weichen. Gewöhnlich erweitern sich die so entstandenen anfangs engen Kanäle in Folge des Wachsthums des Gewebes, in welchem sie sich befinden. Schritt haltend mit dieser Erweiterung erfolgen Theilungen der den Kanal unmittelbar umgebenden Zellen, deren Zahl dadurch entsprechend ver-

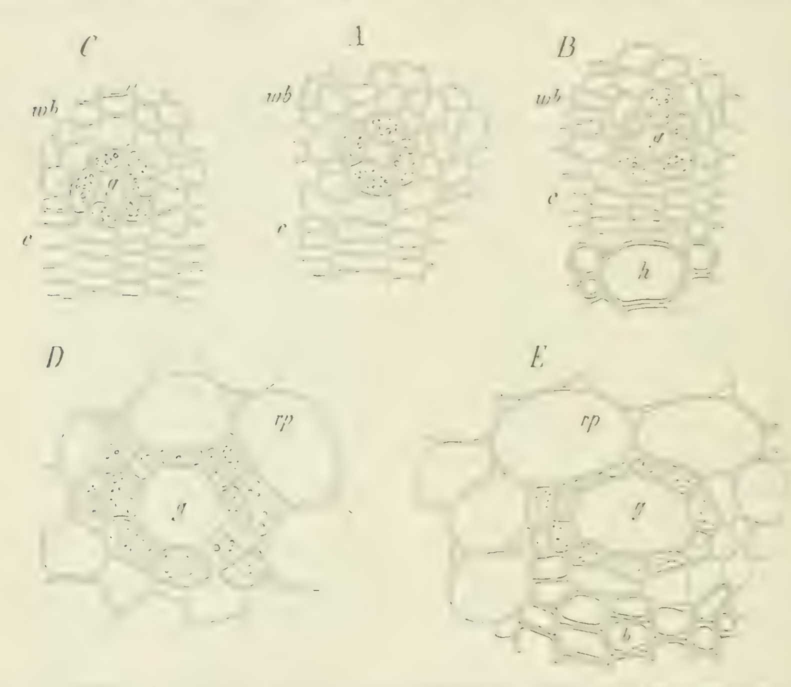


Fig. 151. Saftführende Intercellulargänge im jungen Stamme von Hedera Helix im Querschnitte: *A*, *B*, *C* junge Gänge an der Grenze von Cambium *c* und Phloëm *wb* gelegen; *h* Holz. *D* und *E* ältere größere Gänge *g* an der Grenze von Phloëm *b* und Rindenparenchym *rp* liegend. In allen Entwickelungsstadien sieht man die Gänge von protoplasmareichen Secernirungszellen eingefasst. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

mehrt wird. Dieselben bilden daher ein den Intercellularkanal auskleidendes Epithel und werden als Secernirungszellen bezeichnet (Fig. 151). Sie sind nämlich meist von wesentlich anderer Beschaffenheit als die sie umgebenden Zellen des Grundgewebes: meist viel kleiner als diese schließen sie seitlich lückenlos an einander, wölben sich, wenn sie nicht durch zu starkes Wachsthum des Kanales gespannt werden, papillös in den Secretraum vor, sind stets dünnwandig und enthalten nur plasmatische Stoffe, bisweilen wohl auch Stärkekörnchen, jedoch von dem eigentlichen Secrete selbst nichts; gleichwohl muss von ihnen die Erzeugung der secernirten Substanz ausgehen; die letztere ist von Anfang an nur

in dem intercellularen Raume vorhanden und vermehrt sich hier in dem Maße als derselbe an Umfang zunimmt. 2. Lysigene Secretbehälter, welche durch Auflösen der Membranen einer Gruppe von Zellen entstehen, in denen als Zellinhalt diejenigen Stoffe wenigstens theilweise schon vorgebildet sind, welche darnach als Secret den Behälter erfüllen. Sie sind in der Regel von keinem besonderen Epithel ausgekleidet, sondern zeigen gewöhnlich an ihren Rändern die Ueberreste halb zerstörter Zellen, durch deren Auflösung sie entstanden sind.

Intercellulare Secretbehälter können in allen Theilen und in den verschiedensten Geweben der Pflanze vorkommen. Ihre Bildung erfolgt entweder schon frühzeitig mit der ersten Gewebedifferenzirung — protogene — oder erst in den Dauergeweben des völlig erwachsenen Pflanzentheiles — hysterogene Secretbehälter. Die letzteren sind immer lysigen, die ersteren wenigstens der Mehrzahl nach schizogen.

Ueber die physiologische Bedeutung der Secretbehälter und ihrer Inhalte lässt sich nichts allgemein Gültiges sagen; aber die Mehrzahl dieser Secrete dürfte, weil sie bei Verletzungen der Pflanze ausfließen und die Wunde überziehen, ebenfalls den Zweck eines conservirenden, aseptischen Wundbedeckungsmittels erfüllen.

Man theilt die intercellularen Secretbehälter ebenfalls nach der chemischen Natur ihres Secretes ein und unterscheidet folgende Arten:

1. Harz- und Oelbehälter, welche ein ätherisches Oel oder Harz oder Balsam, d. h. eine Mischung von Oel und Harz enthalten. Sie haben entweder die Form langer, auf große Strecken durch die Pflanze sich hinziehender Gänge und heißen dann Harz- oder Oelkanäle oder -gänge. Oder sie sind von rundlicher oder wenig gestreckter Form und liegen dann isolirt und zerstreut innerhalb des Grundgewebes; derartige Behälter bezeichnet man oft als Oeldrüsen, indem man sie von den der Epidermis angehörenden eigentlichen Drüsen als „innere Drüsen" unterscheidet.

Die meisten Coniferen sind durch Oelgänge ausgezeichnet, welche meist protogen und schizogen sind. Sie finden sich hier besonders in den Nadeln, wo entweder vor dem Fibrovasalstrang ein Oelkanal verläuft oder eine Mehrzahl solcher in der Peripherie der Nadel vertheilt ist (Fig. 152, S. 218). Dieselben setzen sich direct in die primäre Rinde des Jahrestriebes fort, um an dessen Basis zu endigen; denn in den älteren Trieben werden sie gewöhnlich mit der Rinde durch Borkebildung abgeworfen. Im secundären Holze der Coniferen finden sich dagegen oft schizogene Oelgänge, welche gewöhnlich inmitten einer Gruppe dünnwandiger Holzparenchymzellen liegen, wie bei Pinus sylvestris; die secundäre Rinde pflegt meist ohne Oelgänge zu sein. Hysterogene Oelbehälter, welche lysigen entstehen und als mehr oder weniger unregelmäßige Lücken im Gewebe auftreten, sind unter den Coniferen von Dippel im Holze der Tanne, von mir in der secundären Rinde von Thuja occidentalis und im Holze von Pinus sylvestris beobachtet. Auch die ganz unregelmäßigen oft ziemlich großen sogenannten Harzdrusen oder

Harzgallen, welche manchmal im Holze der Kiefer, Fichte und Tanne gefunden werden, gehören hierher. Der Entstehung dieser lysigenen Harz- und Oelbehälter liegt die Bildung eines parenchymatischen Gewebes, das bei den Harzdrusen in abnormer Menge auftritt, zu Grunde, welches vom Cambium erzeugt wird und dessen Zellen im Inhalte neben Protoplasma und Stärkemehl auch Oel bilden, später aber ihre Membranen auflösen.

Bei den Compositen sind schizogene Oelgänge den Tubifloren eigen. Sie finden sich hier in den Wurzeln meist in der primären Rinde unmittelbar vor den Siebtheilen, ebenso in den Stengeln und Blättern gewöhnlich die Gefäßbündel begleitend.

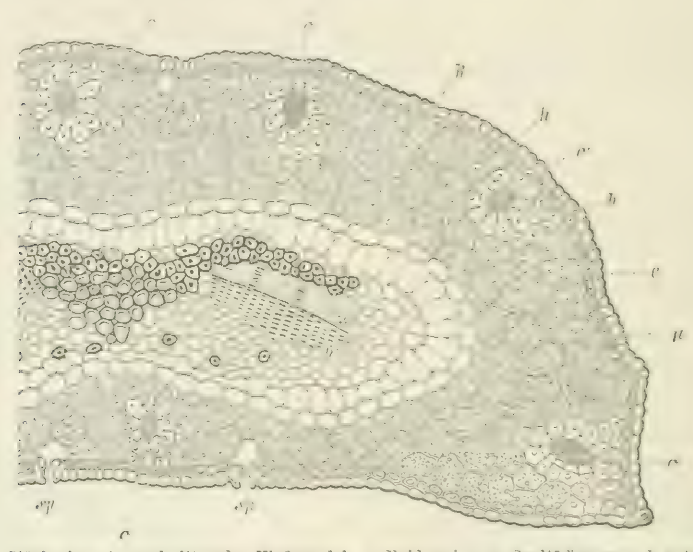


Fig. 152. Stück eines Querschnittes der Kiefernadel; *e* Epidermis; *sp* Spaltöffnungen; *h* unter der Epidermis liegende Schicht dickwandiger mechanischer Zellen; *p* das chlorophyllhaltige Mesophyll, in welchem in gewissen Entfernungen die Oelgänge *o* stehen, jeder mit einer Schicht kleiner secernirender Zellen ausgekleidet und von einer mechanischen Scheide von dickwandigen Zellen umgeben. In der Mitte ist etwas über die Hälfte des doppelten Fibrovasalstranges mit dem Holztheil *h* und dem Siebtheil *s* umgeben von einer dicken Parenchymscheide *k* zu sehen. Nach Tschirch.

Sehr reich sind die Umbelliferen an schizogenen Oelgängen. In den Wurzeln stehen sie zu mehreren vor den Gefäßstrahlen und kommen bei zunehmendem Dickenwachsthum in die Peripherie der Wurzel zu liegen. Sie stehen mit denen des Stengels in directer Verbindung, wo sich vor jedem Gefäßbündel und hinter dem dem letzteren vorgelagerten Collenchymbeleg ein Oelgang befindet (Fig. 158), manchmal auch markständige Oelgänge, sowie kleinere im Phloëm auftreten. Die sogenannten Oelstriemen oder Vittae in der Schale der Umbelliferenfrüchte sind ebenfalls schizogen entstehende Oelgänge.

Gleich oder ähnlich den vorigen in Bau und Anordnung verhalten sich die Harzgänge der Araliaceen, Clusiaceen, Pittosporaceen, Anacardiaceen, Burseraceen, Simarubaceen.

Die Blätter der Myrtaceen, von Hypericum perforatum, der Rutaceen,

Diosmeen und Aurantiaceen, beziehendlich auch die Früchte derselben, wie die Fruchtschale von Citrus, sind mit rundlichen Oeldrüsen (Fig. 153) versehen, welche im Grundgewebe nisten und oft als durchsichtige Punkte im Blatte erscheinen. Die der Myrtaceen und von Hypericum sind schizogen, die übrigen lysigen.

Ebenso wie bei den Coniferen bedeutende Harzmassen in lysigen sich bildenden Gewebelücken enthalten sind, so sind auch bei ausländischen Bäumen, die sich durch große Harzproduction auszeichnen, solche durch Membranauflösung entstandene Kanäle oder Höhlen zu finden, in welchen das Harz gebildet worden ist, wie es Tschirch bei den den Copaivabalsam liefernden Copaifera-Arten und beim Benzoebaum nachgewiesen hat.

2. Gummi- oder Schleimbehälter. Hier ist das Secret ein durch reichliche Wassereinlagerung ziemlich flüssiges homogenes Gummi. Schizogen und auch in Form und Verlauf den Oelgängen der Coniferen analog sind die Gummigänge der Lycopodiaceen, Marattiaceen, Cycadeen, Sterculiaceen; lysigen die Gummihöhlen, welche im Grundgewebe der Opuntien, der Tiliaceen u. a. vorkommen.

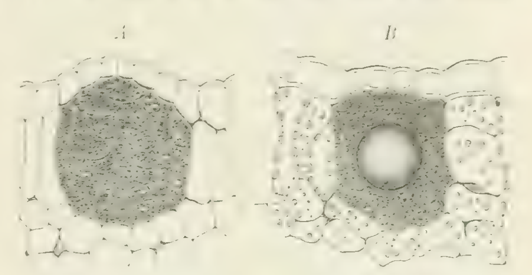


Fig. 153. Entwickelungsstadien einer lysigenen Oeldrüse im Blatte von Dictamnus Fraxinella. A frühes, noch mit den später aufgelösten Zellen erfülltes Stadium, B fertige Oeldrüse. Nach Rauter.

3. Gummiharz- oder Milchsaftgänge, den Harzgängen in Bau und Anordnung entsprechende, nur durch ihren Inhalt unterschiedene Secretbehälter. Sie führen gummiharzige Säfte, welche oft die Beschaffenheit wirklichen Milchsaftes zeigen. Wir finden sie bei vielen Umbelliferen, wo sie in der Wurzel und im Stengel das gleiche Vorkommen zeigen wie bei den anderen Umbelliferen die Oelgänge, bei manchen Anacardiaceen (Rhus), bei Cacteen, bei Alisma Plantago.

IV. Epidermoidale Secretionsorgane. Vielfach werden Secrete von gewissen Zellen der Epidermis gebildet und an der Oberfläche des Pflanzentheiles ausgeschieden. Wir haben die hierher gehörigen Bildungen, welche gewöhnlich als Drüsen schlechthin oder als Hautdrüsen bezeichnet werden, bereits im Kapitel von der Epidermis besprochen und verweisen auf das dort Gesagte.

Literatur. 1. Ueber Secretzellen. Außer den allgemeinen Lehrbüchern der Anatomie speciell: Zacharias, Botan. Zeitg. 1879. pag. 617. — Vogl, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. — Schriften d. zoolog.-bot. Ges. in Wien 1863. — Trécul, Du Tannin dans les Légumineuses. Compt. rend. LX. pag. 225. — Sanio, Ueber den Gerbstoff und seine Verbreitung. Bot. Zeitg. 1863. — Dippel, Die milchsaftführenden Zellen der Hollunderarten. Verh. d. naturw. Ver. für Rheinl. u. Westf. 1866. — Marktanner-Turneretscher, Anatomischer Bau unserer Loranthaceen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1885. pag. 430. — Prollius, Bau und Inhalt der Aloineen-

blätter. Archiv. d. Pharm. 1884. — Heinricher, Die Eiweißschläuche der Cruciferen etc. Mittheil. d. bot. Inst. Graz I. 1886. pag. 1. u. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 233. — Zopf, Die Gerbstoff- und Anthocyanbehälter der Fumariaceen. Bibliotheca botanica I. Heft 2. Cassel 1886.

2. Ueber Milchröhren. Meyen, Secretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837. — Schacht, Milchgefäße von Carica Papaya. Monatsber. d. Berliner Akad. 1856. — Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864. — Vogl, Beiträge zur Kenntniss der Milchsaftorgane der Pflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 31. — Dippel, Entstehung der Milchsaftgefäße. Rotterdam 1865. — Trécul, Recherches sur les vaisseaux lacticifères. Compt. rend. LXI. 1865. pag. 156. — van Tieghem, Ann. des sc. nat. 5. sér. VI. 1866. — David, Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen etc. Breslau 1872. — de Bary, Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877. pag. 191. — Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen. Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1885. pag. 323. — Pirotti und Mercatili, Sui rapporti tra i vasi lacticiferi ed il sistema assimilatore nelle piante. Annuario dell' Instituto botanico di Roma II. 1885 u. 1886.

3. Ueber intercellulare Secretbehälter. Frank, Ueber die Entstehung der Intercellularräume der Pflanzen. Leipzig 1867, und Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868. — Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Breslau 1881. pag. 83. — N. J. C. Müller, Untersuchungen über die Vertheilung der Harze etc. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 387. — G. Kraus, Cycadeenfiedern. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IV. pag. 305. — v. Höhnel, Anatom. Untersuch. über einige Secretionsorgane der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1881. pag. 565. — Thomas, Vergl. Anatomie der Coniferenblätter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 48. — van Tieghem, Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XVI. — Sur les canaux sécréteurs etc. Bull. soc. bot. de France 1884. pag. 29, 43, 247 etc. 1885. pag. 11. u. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. I. 1885. — Mayr, Botan. Centralbl. 1884. pag. 278. — Lange, Ueber die Entwickelung der Oelbehälter bei den Früchten der Umbelliferen. Königsberg 1884. — Bartsch, Entwickelungsgeschichte der Umbelliferenfrüchte. Breslau 1882. — Meyer, Harzgänge im Blatt der Abietineen etc. Königsberg 1883. — Blenk, Ueber die durchsichtigen Punkte in den Blättern. Flora 1884. No. 4—20. — Triebel, Oelbehälter in den Wurzeln von Compositen. Leipzig 1885. — Mahlert, Beitr. zur Anat. d. Laubblätter d. Coniferen. Bot. Centralbl. 1885. — Vesque, Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille. Ann. des sc. nat. 1885. pag. 183. — Trécul, Compt. rend. 1865, 1866, 1867, 1886. — de Bary, Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877. pag. 210. — Tschirch, Die Milchsaft- bezw. Gummiharzbehälter der Asa foetida etc. Archiv. d. Pharm. 1886. — Ueber die Entwickelungsgeschichte einiger Secretbehälter. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1888. pag. 3. — Angewandte Pflanzenanatomie. Wien und Leipzig 1889. pag. 477. — C. Müller, Ueber phloëmständige Secretkanäle der Umbelliferen und Araliaceen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1888. pag. 20.

§ 21. **Das mechanische System.** Die Pflanzentheile gewinnen ihre Festigkeit durch gewisse Gewebe, welche in ihnen wie feste Träger, Bänder oder Scheiden wirken und deshalb mit dem generellen Namen mechanische Gewebe oder Stereome bezeichnet werden können. Dieselben verdanken die hierzu nöthigen physikalischen Eigenschaften in erster Linie dem Umstande, dass die Membranen ihrer Zellen auffallend stark verdickt sind, in zweiter Linie dem anderen Umstande, dass ihre Zellen lückenlos verbunden und fest an einander gekittet sind, was noch dadurch begünstigt wird, dass diese Zellen mehr oder weniger langgestreckte faserförmige Gestalt haben und mit ihren zugespitzten Enden zwischen einander geschoben sind.

Die mechanischen Gewebe stellen rein anatomisch betrachtet kein den im Vorangehenden beschriebenen Gewebesystemen coordinirtes neues Element dar; es sind vielmehr nur Theile des Grundgewebes oder der Fibrovasalstränge oder wohl auch des Hautgewebes, welche die für mechanische Zwecke berechnete Ausbildung annehmen, und sie mussten daher bei der Betrachtung jener Gewebesysteme schon mehr oder weniger mit berücksichtigt werden. Wir haben es hier hauptsächlich mit folgenden Gewebearten und Zellformen zu thun: der Bast oder das Sclerenchym, das Libriform, das Collenchym, die Sclereïden und die Endodermis.

1. Der **Bast** oder das **Sclerenchym**, ein Gewebe dessen Zellen, **Bastzellen**, **Bastfasern** oder **Sclerenchymfasern**, sich auszeichnen durch große Länge und prosenchymatische Gestalt sowie durch starke Verdickung ihrer Membranen. Sie stellen lange zähe Fasern dar mit pfriemenförmig zugespitzten Enden (Fig. 156, 5, S. 223). Ihre Länge schwankt z. B. bei den Hanffasern, welche die Bastzellen des Hanfstengels darstellen, zwischen 5 und 55 mm, bei den Flachsfasern zwischen 4 und 66 mm, beim Lindenbast zwischen 1,25 und 5 mm, bei den meisten Pflanzen allerdings nur zwischen 1 und 2 mm. Die Membranen der Bastfasern sind in dem Grade verdickt, dass die Zelle nur ein enges, fadenförmiges, im Querschnitte daher punktförmiges Lumen enthält, in welchem nur Luft und geringe protoplasmatische Reste vorhanden sind. Gewöhnlich finden sich spaltenförmige Tüpfel, welche meist in linksläufiger Spirale stehen. Die Verdickungsschichten zeigen in der Regel deutliche Schichtung, oft auch Streifung und sind mehr oder weniger verholzt, doch auch ganz unverholzt, wie z. B. bei der Flachs- und bei der Nesselfaser.

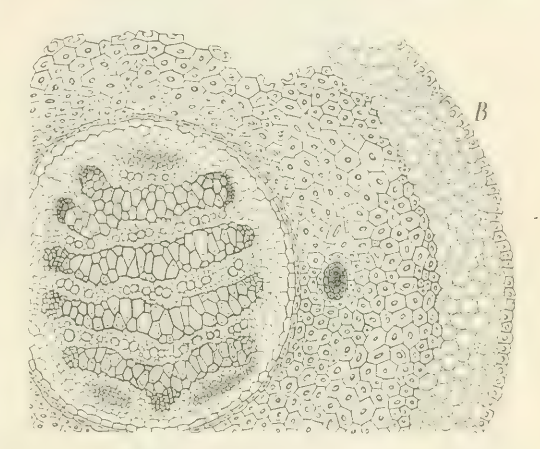


Fig. 154. Querschnitt des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus. Der centrale Gewebecylinder besteht aus verschmolzenen Fibrovasalsträngen; um die vier gesonderten Xylemplatten herum liegen die verschmolzenen Phloëmtheile, welche zwischen je zwei Xylemplatten die weiteren Siebröhren erkennen lassen. Die an der rechten und linken Kante jeder Xylemgruppe liegenden engen Zellen sind Spiralgefäße. Ein breiter Ring des den Fibrovasalcylinder umgebenden Grundgewebes besteht aus dickwandigen Sclerenchymzellen; darin sieht man den dunklen Querschnitt eines dünnen Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; er besteht fast ausschließlich aus Spiralgefäßen. Etwa 90fach vergrößert. Nach SACHS.

Bei den Gefäßkryptogamen tritt das Sclerenchym als ein Theil des Grundgewebes auf; es bildet hier entweder harte Scheiden um die Gefäßbündel, z. B. um den centralen Strang in Stengel von Lycopodium (Fig. 154) oder faden- oder bandartige Züge dunkelbrauner, harter

Sclerenchymstränge, welche parallel mit den Fibrovasalsträngen verlaufen, manchmal ebenfalls dieselben umscheidend, wie in den Rhizomen und Wedelstielen vieler Farne und besonders der Baumfarne (Fig. 155).

Bei den Monocotylen ist das Sclerenchym einerseits ein Bestandtheil des Fibrovasalstranges: mit den übrigen Elementen des letzteren zu einem distincten Strange vereinigt nehmen die Sclerenchymfasern gewöhnlich die Peripherie des Stranges ein, bald wie eine geschlossene Scheide ihn umgebend, bald wie zwei im Querschnitte sichelförmige Belege an der Innen- und Außenseite des Stranges stehend (Fig. 122, S. 174). Auch im Blatte sind die Fibrovasalstränge solchen Bastbündeln eingesetzt, welche mit jenen zusammen die Rippen bildend die ganze Dicke der Blattfläche einnehmen. Anderseits nimmt auch ein Theil des Grundgewebes sclerenchymatische Beschaffenheit an: in den Monocotylenstengeln ist häufig eine unter der Epidermis gelegene peripherische Partie bald als geschlossener Ring, bald in gesonderten Streifen in Form von Bast entwickelt (Fig. 156); auch in den Blättern kommen manchmal solche besondere Bastbündel vor.

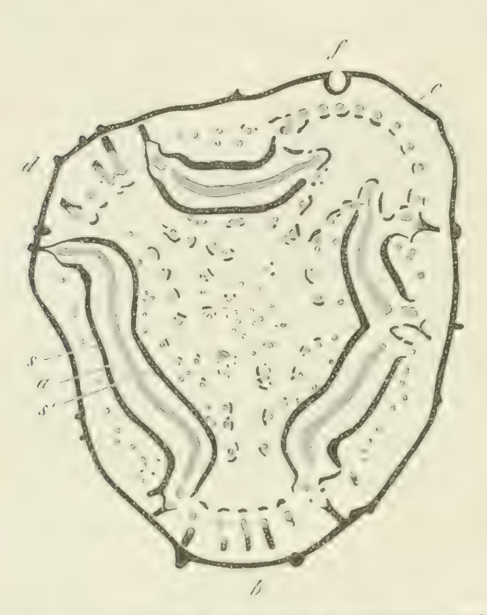


Fig. 155. Querschnitt durch den Stamm des Baumfarn Cyathea Imrayana. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte sind Sclerenchym-, alle blasseren Gefäßbündelquerschnitte. Bei *b*, *c*, *d* die unter den Blattansätzen befindlichen Lücken im Gefäßbündelrohre, woselbst auch Wurzelbündel in die Peripherie gehen. *a* Gefäßbündel des Hauptrohres, *s* äußere, *s'* innere Platte der Sclerenchymscheide, Rinde und Mark enthalten kleine isolirte Gefäßbündelchen. Nach de Bary.

Die Gymnospermen und Dicotylen haben fast sämmtlich Bastbündel, welche den Fibrovasalsträngen angehören, nämlich Theile des Phloëms sind. Wir haben schon oben gesehen, dass dem Siebtheil an der der primären Rinde zugekehrten Seite meist ein Bastbeleg vorgelagert ist (Fig. 123, S. 175); die Bastbündel der einzelnen Gefäßbündel liegen also in einem Kreise und sind von einander nur durch die Markverbindungen getrennt; sie tragen also mit zur Festigkeit des Stengels bei. Auch in der secundären Rinde der in die Dicke wachsenden Stämme wiederholen sich häufig Platten von Sclerenchym, welche mit Weichbastpartien abwechseln und später für die Borkebildung eine Bedeutung haben. Den Fibrovasalsträngen folgen die Bastbündel meist auch in die Blätter und begleiten sie hier auf dem Verlaufe der

Nerven, wiewohl sie meist früher endigen, indem die letzten Nervenverzweigungen nur noch aus einigen Tracheïden bestehen. — Manchmal wird Bast auch zu festen Umscheidungen von intercellularen Secretbehältern

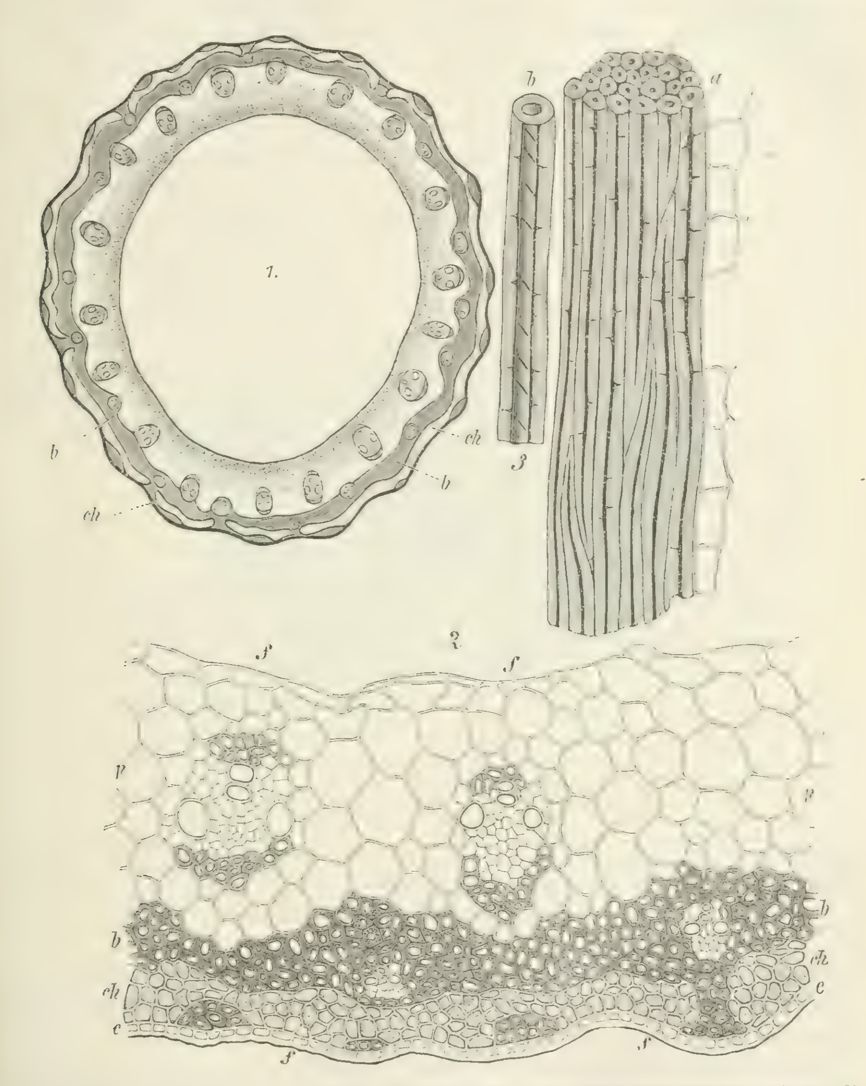


Fig. 156. Mechanische Gewebe des Halmes von Secale cereale; *1* Halm im Querschnitt, im Innern die weite Markhöhle. Der aus Bastfasern bestehende Festigungsring *b* ist dunkel gehalten; zwischen ihm und der Epidermis liegt das heller gehaltene chlorophyllführende Assimilationsgewebe *ch*. Schwach vergrößert. — *2* ein Stück von *1* stärker vergrößert; *b* die Bastzellen des Festigungsringes; *ch* das grüne Assimilationsgewebe; *p* das großzellige Mark. An den mit *f* bezeichneten Zellen stehen Fibrovasalstränge, theils im Mark, theils im Festigungsringe, die größeren mit Bastbelegen; *e* Epidermis. — *3* ein Bündel von Bastzellen in der Längsansicht (*a*), rechts mit einigen angrenzenden Markparenchymzellen; *b* ein Stück Bastfaser stärker vergrößert, die schiefen spaltenförmigen Tüpfel in der dicken Membran zeigend.

verwendet, wie z. B. die Bastscheiden um die Oelgänge in der Kiefernadel zeigen (Fig. 152, S. 218).

2. Das **Libriform**, dasjenige mechanische Gewebe, welches im Holzkörper der Gymnospermen und Dicotylen die eigentliche feste Grundmasse desselben bildet und in erster Linie die Festigkeit des Stammes und aller seiner Verzweigungen bei den genannten Pflanzen bedingt. Die **Libriformfasern** oder **Holzfasern**, welche dieses Gewebe bilden, haben wir schon oben näher betrachtet und gesehen, dass sie mit den Bastfasern die größte Aehnlichkeit besitzen und lediglich mechanische Bedeutung haben. Doch wurde auch dort bereits erwähnt, dass den Tracheïden neben der wasserleitenden Function auch zugleich die Rolle eines mechanischen Gewebes zukommt vermöge ihrer nicht unbeträchtlich verdickten und verholzten Membranen, ganz besonders bei den Coniferen, deren Holz überhaupt keine Libriformfasern, sondern nur Tracheïden besitzt. — Die Dornen und Stacheln verdanken ihre charakteristische Beschaffenheit vorzüglich einer reichlichen Entwickelung von Libriform.

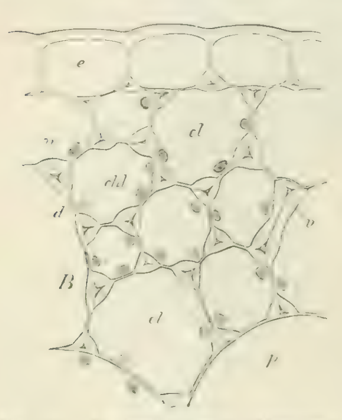


Fig. 157. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstieles einer Begonia; die Epidermiszellen sind an der äußeren Wand gleichmäßig verdickt; an der Innenseite, welche an das Collenchym angrenzt, sind sie gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; *cl* Chlorophyllscheiben; *p* Parenchymzelle. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

3. Das **Collenchym**, eine stets dem Grundgewebe angehörige Gewebeform, welche immer der Oberfläche des Pflanzentheiles genähert, meist unmittelbar unter der Epidermis liegt und so zur mechanischen Verstärkung des Hautgewebes beiträgt. Die **Collenchymzellen** sind dadurch ausgezeichnet, dass sie niemals eine ringsum gleichmäßig verdickte Wand besitzen, sondern dass die Verdickung auf die Ecken entweder ausschließlich oder doch vorwiegend beschränkt ist, dort aber einen solchen Grad erreicht, dass dadurch das ganze Gewebe ansehnliche Festigkeit annimmt (Fig. 157). Diese Zellen haben also zugleich auch breite unverdickte Membranpartien, durch welche ein Saftaustausch ermöglicht wird, zumal da diese Membranstellen meist spaltenförmige Tüpfel besitzen. Damit steht es auch im Zusammenhange, dass die Collenchymzellen in ihrem ziemlich weiten Lumen Zellsaft, Protoplasma, oft auch Chlorophyllscheiben enthalten, und dass sie ziemlich lange Zeit wachsthums- und theilungsfähig bleiben. Es sind also Zellen, welche gleichzeitig mechanische und stoffliche Functionen erfüllen. Ihre Membranen sind immer unverholzt, sie bestehen aus reiner, wenig quellbarer Cellulose; Intercellulargänge finden sich keine oder nur sehr enge zwischen ihnen, wie immer bei den mechanischen Geweben. Die Collenchymzellen erreichen ziemlich beträchtliche Länge und erscheinen an ihrem Ende bald mehr prosenchymatisch zugespitzt, bald

durch Querwände abgegrenzt, die von den Theilungen herrühren, welche diese Zellen erleiden können.

Das Collenchym gehört den Dicotylen an und ist ganz besonders in den oberirdischen Organen der krautigen Pflanzen aus dieser Abtheilung zu finden, namentlich bei Umbelliferen, Compositen, Labiaten, Chenopodiaceen etc. Es liegt in den Stengeln subepidermal, stellt entweder eine ununterbrochene peripherische Zone oder einzelne Bündel in der primären Rinde dar; die letzteren correspondiren oft in ihrer Stellung mit den Fibrovasalsträngen (Fig. 158); bei kantigen Stengeln liegen sie vorwiegend in den Kanten. Auch in allen Verzweigungen des Stengels bis in die Blüthenstiele ist es in der bezeichneten Anordnung zu finden. Ebenso führen die Blattstiele und Blattrippen, besonders der vorspringende Theil

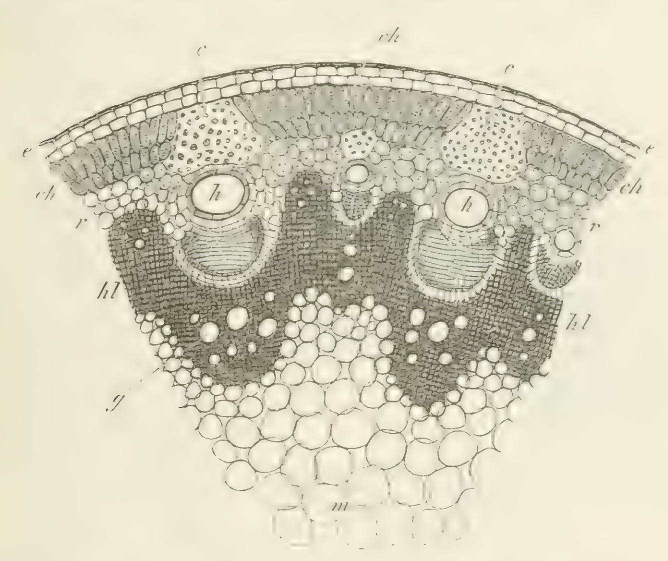


Fig. 158. Ein Theil eines Querschnittes des Stengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert; *e* Epidermis, *hl* Holzkörper, *h* Harzgänge, welche vor den Siebtheilen und hinter einem Collenchymbündel *c c* liegen; *r* Rinde, nach außen in chlorophyllhaltiges Gewebe *ch* übergehend, welches mit den Collenchymbündeln abwechselt; *m* Mark. Nach Sachs.

der letzteren, ein Collenchymbündel. Diesem Gewebe verdanken die Blattrippen vorwiegend ihre Festigkeit; sie wirken dadurch wie feste Speichen, zwischen denen die dünne Blattlamelle, welche nur Mesophyll und die feinsten Nervenmaschen enthält, straff und flach gespannt erhalten wird. Auch läuft gewöhnlich im Rande der Dicotylenblätter ein Strang collenchymatischer Zellen, welcher der Blattfläche eine gegen das Einreißen schützende Einsäumung verleiht. Bei vielen Blättern vereinigen sich die gegen den Blattrand gerichteten Seitennerven mit ihren Enden vor dem Blattrande bogenförmig, wodurch ebenfalls ein gegen ein beginnendes Reißen des Randes schützender Saum geschaffen wird.

4. Die S c l e r e ï d e n oder S t e i n z e l l e n, von den Bastzellen dadurch

unterschieden, dass sie viel kürzer sind als diese, oft mehr parenchymatisch; aber ihre Wand ist ebenfalls stark verdickt, geschichtet und verholzt und besitzt rundliche Tüpfel, die bei den stärker verdickten Formen zu langen, oft reich verzweigten Tüpfelkanälen werden. Sie finden sich besonders in den Rinden der dicotylen Holzpflanzen, in der Umgebung der Bastbündel oder auch durch die ganze Rinde vertheilt, und tragen hier mit zur Härtung des Gewebes bei. Sie sind hier meist ziemlich isodiametrisch, dabei oft einseitig unverdickt, werden aber auch stabförmig und bilden so Uebergänge zu Bastzellen. Selbst im Kork kommen sie vor: die bröckeligen Stellen im Flaschenkorke von Quercus Suber bestehen aus Sclereïden. Auch die steinigen Concretionen im Fruchtfleisch der Birnen und anderer Pomaceen sind Nester von Steinzellen. Manche Sclereïden haben knochenförmige Gestalt oder sind in mehrere kegelförmig zugespitzte Arme ausgewachsen; sie liegen dann meist isolirt in dem weichen Grundgewebe, zwischen dessen Zellen sie ihre Arme hineinschieben. Solche finden sich z. B. in der Rinde der Tanne und Lärche und besonders in vielen lederartig harten Blättern, z. B. bei Camellia (Fig. 159), Thea, bei den Proteaceen etc. Sehr verbreitet sind die Sclereïden in den Frucht- und Samenschalen, wo wir sie oben als Bestandtheile der Hartschicht kennen gelernt haben, welche zur Verstärkung des Hautgewebes dieser Theile bestimmt ist (vergl. Fig. 109, S. 157). Endlich sind hier auch zu nennen die Knospenschuppen, welche als harte schützende Bedeckungen für die inneren Theile der Knospen dienen; bei ihnen ist häufig das ganze Grundgewebe durch starke Zellwandverdickungen sclerotisirt, mit Ausnahme des unteren Theiles des Parenchyms, welches lebensfähig bleibt und im Frühjahre ein Wachsthum der Knospenschuppe ermöglicht. Analog verhalten sich die Zwiebelschalen als Schutzvorrichtung für das Innere der Zwiebeln.

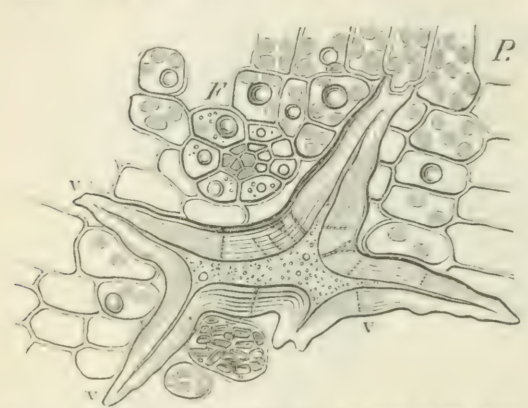


Fig. 159. Sclerenchymzelle, dickwandig, mit ihren Armen v zwischen die Parenchymzellen *P* eingeschoben, aus dem Blatte von Camellia japonica. *F* ein sehr dünner Fibrovasalstrang. Nach SACHS.

3. Die Schutzscheide, Kernscheide, Endodermis oder Pleromscheide. In den unterirdischen Pflanzentheilen, also besonders in den Wurzeln und in den Rhizomen der meisten Gefäßpflanzen, sowie in Stengeln und Blättern von Wasserpflanzen ist der axiale Fibrovasalstrang, beziehendlich das die Fibrovasalstränge enthaltende Plerom von einer besonderen ringförmigen einfachen Zellschicht umgeben, welche die primäre Rinde gegen den Fibrovasalstrang oder gegen das Plerom abgrenzt;

sie wird mit den obigen Namen bezeichnet. Ihre Zellen weichen meist auffallend von denjenigen der angrenzenden Rinde ab: sie sind in der Regel vierseitig prismatisch, im Querschnitt also viereckig, und mehr oder minder langgestreckt mit horizontalen oder schiefen Querwänden; mit ihren Radialwänden stehen sie stets in lückenlosem Verbande, die Endodermis schließt also den Fibrovasalstrang oder das die Fibrovasalstränge enthaltende Plerom gegen die Rinde hin ab. Sie hat außerdem noch auffallende andere Eigenschaften. Die Membranen ihrer Zellen sind ver-

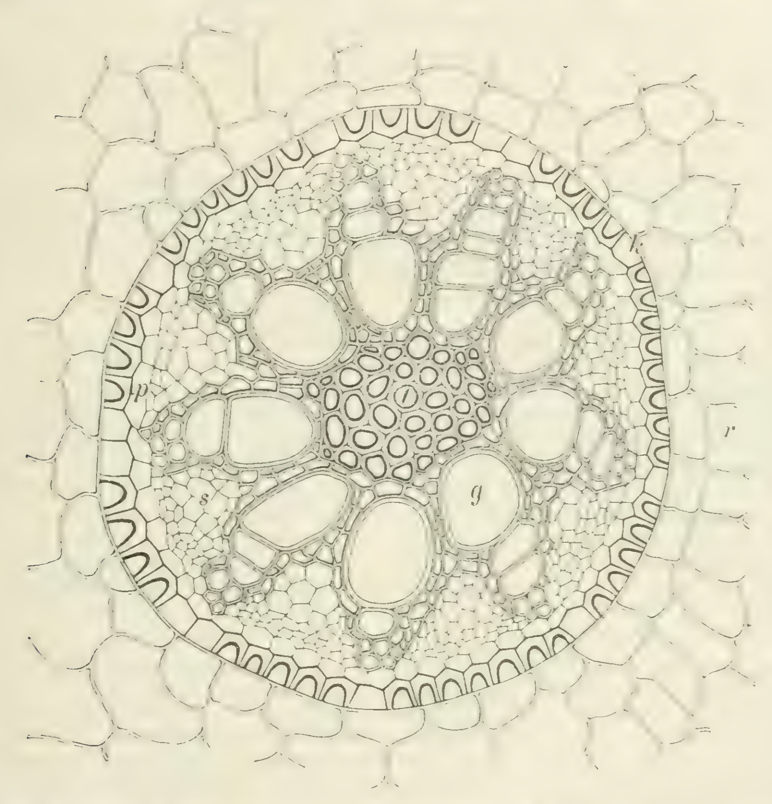


Fig. 160. Querschnitt des radial gebauten centralen Gefäßbündels der Wurzel von Veratrum album, mit dem umgebenden Rindengewebe *r*; *k* die Endodermis, *g* die Gefäßstrahlen, *s* Siebtheile, *l* dickwandige Zellen im Centrum des Stranges. Nach Tschirch.

korkt und zwar, wenn sie dünnwandig sind, gänzlich und ringsum oder nur an den Radialwänden. Sehr häufig sind die Membranen der Endodermiszellen verdickt, bald ringsum, bald nur an den Innen- und an den Radialwänden; in diesem Falle ist die primäre Membran verkorkt, und die Verdickungsschichten bestehen aus reiner Cellulose oder sind verholzt oder theilweise verkorkt. Bei denjenigen Schutzscheiden, welche dünnwandige Zellen besitzen, sind die Radialwände durch eine eigenthümliche Faltenbildung ausgezeichnet, die sich auf dem Querschnitt als

Verdickung oder als schwarzer Punkt zu erkennen giebt (vergl. Fig. 146. S. 204). Bisweilen sind auch die der Schutzscheide außen zunächst angrenzenden Rindenzellen an ihren radialen und tangentialen Wänden in Form eines Rahmens mit verholzten Verdickungsschichten versehen. Dass die Endodermis als mechanischer Schutz für den centralen Gewebestrang und als ein in Reserve vorbereitetes Hautgewebe für den Fall des Verlustes der primären Rinde betrachtet werden muss, ist wenigstens in den Fällen unzweifelhaft, wo ihre Zellen stark verdickte Membranen besitzen. Andererseits scheint aber auch eine Erschwerung des Stoffverkehrs zwischen den von ihr getrennten Geweben durch sie stattzufinden. In dieser Beziehung sind die sogenannten Durchlassstellen der Endodermis in den Wurzeln mancher Pflanzen von Interesse, wo die Endodermis durch unverkorkte und unverdickte Zellen unterbrochen ist, welche gerade vor den Gefäßstrahlen, nach denen also das Wasser aus der Rinde geleitet werden muss, sich befinden (Fig. 160. S. 227). Uebrigens treten an älteren Wurzeln, welche an der Wasseraufnahme sich nicht mehr betheiligen, Verstärkungen der Schutzscheiden ein, theils indem die erwähnten Durchlassstellen später sich schließen, theils indem die Zellen des Pericambiums sclerotisch werden.

Literatur. Außer den allgemeinen Lehrbüchern der Anatomie speciell die Literatur über die technisch verwerthbaren Fasern, welche bei Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Wien und Leipzig 1889. pag. 287 angeführt ist. — Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Baue der Monocotylen. Leipzig 1874. — Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884. — Ambronn, Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XII. 1881. — Tschirch, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. — Buch, Die Sclerenchymzellen. Breslau 1872. — Oudemans, Ueber den Sitz der Epidermis bei den Luftwurzeln. Amsterdam 1861. — Caspary, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. I und IV. — Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. der Berliner Akad. 1882. — van Tieghem, Réseau susendodermique etc. Bull. de la soc. bot. de France. 1887. — Preuss, Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Function der Blattstiele und Gelenkpolster. Berlin 1885. — Grüss, Die Knospenschuppen der Coniferen. Berlin 1886. — Cadura, Physiologische Anatomie der Knospendecken. Breslau 1887. — v. Tavel, Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln. Berichte d. deutsch. bot. Ges. V. 1887. pag. 438. — Lothelier, Observations sur les piquantes de quelques plantes. Soc. bot. de France. 1888. pag. 313. — Mittmann, Anatomie der Pflanzenstacheln. Verhandl. des bot. Ver. der Prov. Brandenburg. 1888. pag. 32. — Möbius, Die mechanischen Scheiden der Secretbehälter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. pag. 262.

Drittes Buch.

Pflanzenphysiologie.

Einleitung.

§ 25. **Gegenstand und Aufgabe der Pflanzenphysiologie.** Man kann die Physiologie die Physik und Chemie der belebten Naturkörper nennen, denn sie hat es zu thun mit Naturerscheinungen, die an den Lebewesen sich zeigen, und mit den Kräften, die jenen zu Grunde liegen. Aber die Naturerscheinungen der lebenden Wesen sind von Grund aus zweierlei Art. Soweit sie denjenigen gleichen, welche auch an jedem anderen Naturkörper wahrgenommen werden, und mit welchen sich die physikalischen Wissenschaften beschäftigen, sind sie nicht Gegenstand der Physiologie. Aber außer diesen allgemeinen Erscheinungen beobachten wir an den lebenden Wesen noch viele andere, welche den letzteren eigenthümlich sind, und welche an ihnen nur in einem bestimmten Zustande vermisst werden, den wir als Tod bezeichnen. Die Lebenserscheinungen oder Lebensthätigkeiten bilden daher den alleinigen Gegenstand der Physiologie.

Bei der wissenschaftlichen Betrachtung der Lebensthätigkeiten kann man verschiedene Ziele im Auge haben. Entweder interessiren uns dieselben nur in ihrer Beziehung zu dem Individuum, in ihrem Zusammenwirken in der einzelnen Pflanze. Dann erscheint uns die letztere als ein überaus zweckmäßig eingerichteter Organismus; wir finden, dass alle Thätigkeiten der Pflanze einem höheren Endzwecke dienen: die Existenz jedes Einzelwesens zu sichern und das Aussterben der Pflanzenwelt zu verhindern. Gestalt, Anordnung und Bau der Wurzeln, Stengel und Blätter sind in erster Linie berechnet auf die Erwerbung der Nahrung, und jeder dieser Theile ist in seiner ganzen Bildung so gehalten, und versetzt sich durch besondere Bewegungen in eine solche Lage in- oder außerhalb des Bodens, dass seine Arbeit auf das vollkommenste der eigenartigen Aufgabe entspricht, die ihm in der Ernährungsthätigkeit speciell zufällt. Ferner sehen wir in den Blüten, Früchten und Samen Apparate, die in ihrer Construction und in allen ihren Thätigkeiten auf das eine Endziel hinwirken, für die Nachkommenschaft in sicherer Weise zu sorgen, in der sinnreichsten Art wird, wie uns der Blüthenbau lehrt, das Zustandekommen der Befruchtung vermittelt, in der zweckmäßigsten Weise wird

gesorgt für die Verbreitung der Keime, für ihre Beschützung vor verderblichen Einflüssen und für die Ausstattung mit so viel tauglicher Nahrung, als zur ersten Entwickelung des Nachkommen erforderlich ist, bis dieser selbst der Nahrungserwerbung fähig geworden. Aeußerst vielseitig und zugleich für jeden Fall zweckentsprechend sind die Einrichtungen, welche die Pflanze schafft, um sich den unvermeidlichen Einwirkungen außer ihr liegender Naturkräfte gegenüber widerstandsfähig zu machen. So besitzen manche Pflanzen in Gestalt von windenden Stengeln oder Ranken oder Haken förmliche Klammerorgane zum Festhalten; und die meisten bilden aus gewissen Gewebearten mechanische Constructionen, welche ihrem Körper diejenige Festigkeit geben, durch welche er sein eigenes Gewicht zu tragen und den Kräften, die der Sturm und andere äußere Angriffe ausüben, zu widerstehen vermag. Jede Pflanze und jeder Pflanzentheil ist auch dem Medium, in welchem sie zu leben bestimmt sind, entsprechend eingerichtet, wie sich dies in der Structur der Wasser- und Landpflanzen, der unterirdischen und oberirdischen Organe ausspricht. Auch den mannigfaltigen Standortsverhältnissen, d. h. trockenen oder feuchten, sonnigen oder schattigen, sowie den durch die Bodenbeschaffenheit bedingten Verhältnissen accommodirt sich die Pflanze durch eine ganze Reihe zweckmäßiger Einrichtungen. Ebenso ist sie dem Klima angepasst; denn ihre Lebensthätigkeiten sind zeitlich so geregelt, dass sie mit den gegebenen Jahreszeiten im Einklange stehen, und bei Pflanzen, die eine Winterperiode zu überstehen haben, tritt eine Reihe von Erscheinungen auf, welche die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte, sowie die Ansammlung der nöthigen Reservenahrung zum Zwecke haben. Auch um sich vor ihren natürlichen Feinden zu schützen, besitzen die Pflanzen mancherlei Mittel, die bald aus mechanischen Gründen eine Verletzung unmöglich machen, theils als Abschreckungsmittel wirken. Fast alles erdenkbare Widrige kann zu diesem letzteren Zwecke in Anwendung kommen: übler Geruch oder widerwärtiger Geschmack, durch gewisse Secrete hervorgebracht; Brennen beim Berühren, veranlasst durch Brennhaare; ja selbst stechende Waffen und Gift weiß die Pflanze zu ihrem Schutze zu führen, erstere in den Stacheln und Dornen, letztere in gewissen Secreten, besonders in den giftigen Milchsäften. In manchen Fällen dagegen tritt die Pflanze mit gewissen fremden Wesen in eine innigere Gemeinschaft; statt sich ihrer zu wehren, weiß sie mit ihnen zu leben in einem auf Gegenseitigkeit beruhenden Verhältnisse, welches ich als Symbiose bezeichnet habe. Schon die Gallen oder Cecidien, jene eigenartigen Neubildungen, welche die Pflanze erzeugt als Entwickelungs- und Wohnstätten eines parasitischen fremden Wesens, Pilzes oder Thieres, gehören hierher; sie sind nach meiner Auffassung nur Mittel, durch welche die Pflanze ihren Eindringling durch Gewährung eines Quantums ihrer Nährstoffe gutwillig abspeist und ihn so zugleich auf einen einzigen Punkt festbannt, womit sie der Gefahr eigentlicher Zerstörung vorbeugt. Wir kennen jetzt sogar Fälle von Symbiose, wo die Pflanze von dem fremden Lebewesen direct Nutzen zieht, indem sie

sich von dem letzteren bei der Ernährung wichtige Dienste leisten lässt, wie es bei den Mykorhizen vieler Phanerogamen und bei der Pilzsymbiose der Leguminosen der Fall ist. Die Erforschung aller dieser Beziehungen und Einrichtungen ist jedenfalls eine von den Aufgaben der Physiologie; man hat sie sogar unter der Bezeichnung Biologie als eine besondere Forschungsrichtung von der eigentlichen Physiologie abgezweigt, obgleich eine scharfe Abgrenzung beider unmöglich ist.

Allein damit ist eben die Aufgabe der Physiologie nicht erschöpft. Die Feststellung dieser biologischen Verhältnisse ist zwar erforderlich, um ein möglichst vollständiges Bild vom Leben zu gewinnen, ihre Betrachtung zwingt uns vielfach zur Bewunderung, aber sie gewährt für die wissenschaftliche Erkenntniss keine Befriedigung. Denn auch, wenn wir uns von Darwin sagen lassen, dass alle diese wunderbar zweckmäßigen Einrichtungen durch „natürliche Züchtung" entstanden sind, d. h. dass alles, was nicht so war, oder nicht so wurde, erliegen und zu Grunde gehen musste, so ist damit eine hinreichende Erklärung nicht gewonnen. Aber gerade die Erklärung der Naturerscheinungen ist die andere wichtige Aufgabe, welche der Physiologie wie jeder physikalischen Wissenschaft zufällt. Die Lebensthätigkeiten sollen nicht bloß nach ihrer Bedeutung und ihrem Zwecke für den Gesammtorganismus, sondern auch mit Rücksicht auf ihre rein physische Natur und ihre Zurückführbarkeit auf allgemeinere Naturgesetze betrachtet werden. Die Physiologie hat daher auch zu erforschen, in welcher Weise jede einzelne Lebensthätigkeit unmittelbar zu Stande kommt, also auf welchen physikalischen Vorgängen oder auf welchen chemischen Processen sie beruht. Von diesem Ziele ist die Wissenschaft freilich noch weit entfernt, sie sucht ihm aber auf den beiden einzig möglichen Wegen allmählich näher zu kommen. Der eine ist darauf gerichtet, die innere Structur des lebenden Pflanzenkörpers zu enthüllen. Wir müssen die Pflanze mit einer Maschine vergleichen: wie es von der Form und Zusammenfügung der einzelnen Theile einer solchen abhängt, welche Art von Arbeit sie leistet, so können wir auch ein Verständniss der Arbeitsleistung der Pflanze nur gewinnen, wenn wir Einblick in das innere Getriebe dieses complicirten Mechanismus erhalten. Um den hier spielenden Naturkräften auf den Grund zu kommen, genügt aber die Betrachtung der verschiedenen Gewebe- und Zellenarten, mit denen uns die Anatomie bekannt macht, keineswegs; wir sind gezwungen, uns eine Vorstellung von den feinsten molecularen Structurverhältnissen der einzelnen Bestandtheile einer Zelle zu verschaffen, die jedoch mit keinem unserer optischen Hülfsmittel direct erkannt werden können, sondern die wir nur auf Umwegen aus anderen Beobachtungen uns zu construiren vermögen. Mit Hülfe dieser theoretisch erschlossenen Molecularstructur der Zellenbestandtheile und mittelst gewisser directer Beobachtungen, welche wir an den lebenden Zellen machen können, ist es uns gelungen, schon von manchen Thätigkeiten der Zellen uns eine genauere Vorstellung zu verschaffen und einzusehen, wie dieselben nothwendig und unmittelbar

aus der inneren Structur der Pflanze sich erklären. Auf diesem Wege könnte also die Forschung dahin gelangen, die inneren Bedingungen der Lebensthätigkeiten, die eigentlichen Ursachen des Lebens zu enthüllen. Allein wir dürfen nicht vergessen, dass alle Lebensthätigkeiten das Resultat des Zusammenwirkens zweier Factoren sind: außer der inneren Structur auch der von außen kommenden Einwirkungen. Jegliches Leben tritt unter den nie und nirgends ausgeschlossenen Einwirkungen äußerer Naturkräfte in die Erscheinung; die aus der inneren Structur der Pflanze resultirenden Thätigkeiten können durch die von außen kommenden Kräfte beeinflusst und bei deren Veränderung ebenfalls verändert werden; manche Bewegungen und Kräfte, deren die Pflanze vermöge ihrer innersten Structur fähig ist, werden erst durch die Einwirkung gewisser äußerer Naturkräfte ausgelöst, und zwar erst dann, wenn die letzteren eine bestimmte Intensität erreichen, welche hinreicht, um die inneren Widerstände zu überwinden, welche sich dem Zustandekommen jener Bewegungen entgegenstellen. Ob daher die Lebensthätigkeiten der Pflanze in Gang kommen, hängt von einer Reihe von äußeren Lebensbedingungen ab, unter denen die Einwirkungen der Wärme, des Lichtes, der Schwere, die Gegenwart von Sauerstoff die hervorragendste Rolle spielen. Die Erforschung dieser Einflüsse ist daher der andere Weg, auf welchem die Physiologie das Räthsel des Lebens zu lösen versucht.

Somit ist jede Lebenserscheinung als das Product zweier Factoren aufzufassen: der der Pflanze angeborenen inneren Structur und der auf dieselbe einwirkenden äußeren Kräfte; jeder einzelne für sich leistet nichts. Allein es verdient hervorgehoben zu werden, dass diese inneren und äußeren Bedingungen des Lebens nicht gleichwerthig sind. An einem Beispiele lässt sich dies verständlich machen. Das Wachsen der Pflanze wird bedingt durch innere Bewegungen, welche in ungenügend bekannten Structurverhältnissen der organisirten Gebilde ihren Grund haben; aber es gehören dazu auch mehrere äußere Bedingungen, so z. B. die Wärme, denn das Wachsen geschieht nur bei gewissen Temperaturen, es hört vollständig auf, wenn die letzteren nicht gegeben sind. Gleichwohl ist die Temperatur nicht in dem gleichen Sinne ein Factor des Wachsens, wie es die inneren stofflichen Bewegungen sind, welche dasselbe vermitteln. Jene ist nur eine Bedingung, diese aber sind die Ursache des Wachsens. Ein Vergleich wird die ungleiche Dignität beider Lebensfactoren noch deutlicher machen. Wenn aus Wachs ein Bild entstehen soll, so muss das erstere eine Temperatur besitzen, bei welcher seine Theilchen diejenige leichte Verschiebbarkeit gewinnen, durch die es weich und plastisch wird. Wir können das Wachsbild aber nicht eine Wirkung der Temperatur deshalb nennen, weil es ohne diese nicht zu Stande kommt; die Temperatur ist hierbei nur eine der Bedingungen, nicht die Ursache, die ja einzig die Hand des Künstlers ist. Und ebenso würde der Physiologe sich sehr täuschen, wollte er meinen, den Schleier



NATHAN RUSSELL HARRINGTON



des Lebens zu lüften, wenn er nur die äußeren Bedingungen der Lebensthätigkeiten erforscht.

Auf Grund der im Vorangehenden angedeuteten Aufgaben der Physiologie können wir unseren Gegenstand wie folgt eintheilen: 1) Die allgemeinen äußeren Lebensbedingungen der Pflanzen. 2) Die in der Pflanze selbst begründeten physikalischen Erscheinungen und Kräfte. 3) Den Stoffwechsel der Pflanze, worunter wir die die chemische Zusammensetzung der Pflanze betreffenden Vorgänge verstehen, zu denen besonders auch die Ernährung gehört. 4) Die Fortpflanzung, d. h. die Erzeugung neuer selbständiger Organismen.

Erster Theil.

Die allgemeinen äufseren Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 26. **Gesetze der Abhängigkeit von äußeren Factoren.** Es wird gut sein, schon im voraus zu zeigen, wie das Leben der Pflanze unter der Herrschaft der äußeren Einwirkungen steht. Wir werden jedoch genöthigt sein, auch bei der späteren speciellen Betrachtung der einzelnen Functionen der Pflanze die Abhängigkeit einer jeden derselben von den äußeren Kräften zu berücksichtigen. Darum sollen hier diese Lebensbedingungen nur im Allgemeinen zur Sprache kommen, damit wir erfahren, welche von den außerhalb der Pflanze liegenden Kräften überhaupt als Factoren auftreten und in welcher Weise ihr Einfluss auf dasselbe sich geltend macht, wobei wir gewisse allgemeine Gesetze dieser Abhängigkeit auffinden und erfahren werden, wie man dieselben anschaulich darzustellen pflegt.

Unter den von außen kommenden Einwirkungen machen sich bei den Pflanzen hauptsächlich folgende geltend: die Wärme, das Licht, die Schwere, die Elektricität, die Feuchtigkeitsverhältnisse, der Sauerstoffgehalt der Luft oder des Wassers, die chemische Qualität und Zusammensetzung des Substrates, die Art des Wohnortes, verschiedene mechanische Einflüsse, wie Druck, Erschütterung u. dgl., sowie endlich andere Lebewesen.

Die Art, wie die meisten dieser Factoren die Pflanze beeinflussen, ist eine zweifache, grundverschiedene. Entweder geht die Intensität ihres Einflusses nur soweit, dass gewisse Lebensthätigkeiten beschleunigt oder verlangsamt, ja selbst zeitweise zum Stillstand gebracht werden, wobei jedoch der Organismus seine Lebenskräfte nicht einbüßt; oder die äußeren Einwirkungen erreichen einen Grad oder eine Form, welche für die Pflanze den Tod zur Folge hat. So ist es z. B. mit der Wärme. Wir werden sehen, wie diese das Pflanzenleben einerseits insofern beherrscht, als bei

bestimmten niederen und hohen Temperaturgraden, welche keineswegs für die Pflanze tödtlich sind, gewisse Lebensthätigkeiten, wie das Wachsen, manche Bewegungen etc. vollständig aufhören, jedoch nur so lange, bis die Wärme wieder zwischen diese beiden Grenzen zurückkehrt, während anderseits die Temperatur auch Grade annehmen kann, wobei die ganze Pflanze oder einzelne Theile derselben durch Erfrieren oder durch Hitze ihren Tod finden.

Verweilen wir zunächst bei diesen tödtlichen Wirkungen der äußeren Factoren, so finden wir darin alle überhaupt denkbaren Todesursachen der Pflanzen. Kälte, übergroße Trockenheit oder Nässe, mangelhafte Nahrungszufuhr, ungeeigneter Wohnplatz, feindliche Lebewesen, welche die Pflanze zerstören oder verderbliche Krankheiten an ihr erzeugen, endlich auch mechanisch zerstörende Kräfte, wie Hagel, Sturm, Blitzschlag, sind die gewöhnlichsten Todesursachen. Die Todessymptome sind auch bei den Pflanzen immer einerlei, gleichviel durch welches Mittel die Tödtung geschehen ist. Sie machen sich bemerklich durch Erschlaffung, d. h. Verlust des Turgors, wenigstens wo der Turgor die Biegungsfestigkeit bedingt, während an Pflanzentheilen, welche durch mechanische Gewebe biegungsfest sind, eine Erschlaffung selbstverständlich nicht bemerkbar werden kann. An den grünen Theilen ist, sofern die Gewebe beim Tode ihren Saft behalten haben, Verfärbung ein Zeichen des Todes, indem das Chlorophyll entweder vor dem Absterben zerstört oder während desselben durch Eindringen sauren Zellsaftes in das Protoplasma verändert wird. Pflanzentheile mit farbigem Zellsaft lassen im Tode den Farbstoff austreten. Besonders aber ist der Tod an dem veränderten Aussehen des Protoplasmakörpers in den Zellen zu erkennen, indem derselbe von der Zellmembran sich zurückzieht und oft zu einem Ballen in der Zelle sich contrahirt. Es stehen damit Veränderungen der Eigenschaften des Protoplasmas im Zusammenhange, welche die Erklärung für die vorher genannten Todessymptome abgeben und die wir bei der Betrachtung der Molecularstructur der organisirten Gebilde näher kennen lernen werden.

Von den äußeren Factoren hängt somit auch die Lebensdauer der Pflanzen ab. Durch den Entwicklungsgang der Pflanze selbst ist ein natürliches Lebensziel eigentlich nur bei denjenigen gesteckt, welche nach erreichter Samenreife vollständig absterben und dann nur ihre Samen als Anfänge neuer Organismen lebenskräftig hinterlassen, also bei den einjährigen Pflanzen und unter den perennirenden nur bei den sogenannten monokarpischen, welche erst in späterem Alter zur Blüte gelangen, dann aber naturgemäß gänzlich eingehen, wie die Agave-Arten. Auch unter den perennirenden Gewächsen giebt es manche, welche regelmäßig nach einigen Jahren, also aus inneren Gründen, ohne äußere Veranlassung absterben, wie z. B. Trifolium pratense, welches nur wenige Jahre aushält und dann neu gesäet werden muss. Andererseits erreichen viele perennirende Stauden ein außerordentlich hohes Alter, indem sie sich jedes Jahr aus ihren unterirdischen Theilen wieder verjüngen; und

die Holzpflanzen, besonders die Bäume gelten für gewöhnlich als Beispiele der höchsten Lebensdauer, die unter den belebten Wesen zu finden ist. Man kann bei diesen Pflanzen nicht sagen, dass eine nothwendige innere Ursache des Todes vorhanden sei; sie würden vielleicht unbegrenzt leben, wenn die äußeren Factoren dauernd dem Leben günstig blieben. Es ist wenigstens immer nachweisbar, dass eine der oben genannten äußeren Einwirkungen dem Baume endlich ein Lebensziel setzt.

Ausgedehntere Beobachtungen darüber, wie alt Stauden werden können, liegen nicht vor. Immerhin lässt sich aus verschiedenen Gründen schließen, dass manche vielleicht den alten Bäumen an Lebensdauer nichts nachgeben oder sie sogar übertreffen. Sie sind ja auch viel weniger als die Bäume äußeren Gefahren ausgesetzt: bei den letzteren baut sich immer ein Zweig auf den anderen, alle bleiben erhalten und erzeugen einen Aufbau, der den elementaren Gewalten gar viel Angriffspunkte bietet. Bei den Stauden verjüngt sich die Pflanze, indem das Rhizom neue Triebe bildet, während die älteren Theile immer wieder absterben, so dass die Pflanze niedrig bleibt und nach einigen Jahren in allen Theilen eine andere geworden, aber doch noch die alte ist. Auf diese Weise verjüngen sich z. B. die alten Horste der Gräser und Halbgräser; die Wiesen, welche aus ihnen bestehen, dauern Jahrhunderte, und da sie immer gemäht werden, so ist hier eine Erhaltung der Pflanzen durch Besamung ausgeschlossen. Mit dem Schilfbestande an den Rändern unserer Seen hat es die gleiche Bewandtniss. Viele seltene Pflanzen behaupten sich auf ihren bekannten Standorten, wo sie alljährlich gefunden werden, durch die Lebensdauer ihres unterirdischen Stockes. Auch die Kartoffelpflanze ist hier zu nennen: sie wird gewöhnlich nicht durch Samen erneuert, sondern erhält sich durch ihre Knollen, also durch Theile der Pflanze selbst.

Auch bei den Bäumen findet, obgleich hier Zweig an Zweig in dauerndem Verbande sich reiht, mit dem Alter eine Erneuerung der Zellen statt: keine einzelne Zelle erreicht lebend das oft hohe Alter des Baumes; denn die Blätter werden regelmäßig erneuert, das Cambium erzeugt alljährlich neue Zellen für das Holz und für die secundäre Rinde, das Korkcambium erneuert die Hautgewebe, und die inneren Theile des Holzes, wo aus der Jugend noch Zellen vorhanden sind, gehen in Kernholz über, welches nur noch todte Gewebetheile aufweist. Beispiele alter Bäume sind vielfach historisch festgestellt. Die berühmte alte Linde zu Neustadt am Kocher wurde schon 1226 von der Chronik als der große Baum an der Heerstraße bezeichnet. Der vor einer Reihe von Jahren durch den Sturm gebrochene Drachenbaum bei Orotava auf Teneriffa war schon zur Zeit der Eroberung der Insel durch die Spanier im 15. Jahrhundert ebenso stark und hohl und muss ein mehrtausendjähriges Alter gehabt haben. Unter Zugrundelegung des jährlichen Dickenzuwachses hat man aus der Dicke von Baumstämmen auf ihr Alter geschlossen, z. B. bei einem Eibenbaum auf dem Kirchhofe zu Braburn in der Grafschaft Kent auf etwa 3000 Jahre, bei einigen Exemplaren der kalifornischen Wellingtonia gigantea auf 4000 Jahre, bei Exemplaren der Adansonia digitata in Senegambien nach Adanson auf 5—6000 Jahre.

Die andere Art der Einwirkung äußerer Factoren, die wir oben erwähnt haben, stellt die eigentlichen Lebensbedingungen dar. Man kann sich die Abhängigkeit der Lebensthätigkeiten von den äußeren Einwirkungen am besten klar machen, wenn man die Wärme als Beispiel wählt. Unter Wärme stellt man sich die Schwingungen der kleinsten Theilchen der Materie vor, die sich von Körper zu Körper übertragen, und deren Intensität als Temperatur gemessen werden kann. Wir finden nun, dass die Lebensthätigkeiten der Pflanze nur in Gang kommen, wenn die Temperatur der Umgebung, die sich auch der Pflanze mittheilt, eine

gewisse Höhe erreicht. Die auf die Pflanze übertragene Wärmebewegung muss also eine gewisse Intensität der Schwingungen ihrer kleinsten Theilchen bewirken, damit die verschiedenen Molecularbewegungen, aus denen das Leben besteht, hervorgerufen werden. Im Allgemeinen beginnen die Lebensbewegungen der Pflanze erst bei einigen Graden oberhalb des Gefrierpunktes und kommen andererseits zum Stillstand, wenn die Wärme auf ungefähr 40 bis 50° C. steigt. Man bezeichnet diese beiden Temperaturen als die **untere** und **obere Grenze** der Vegetationsvorgänge. Innerhalb der angegebenen Breite der Temperaturen

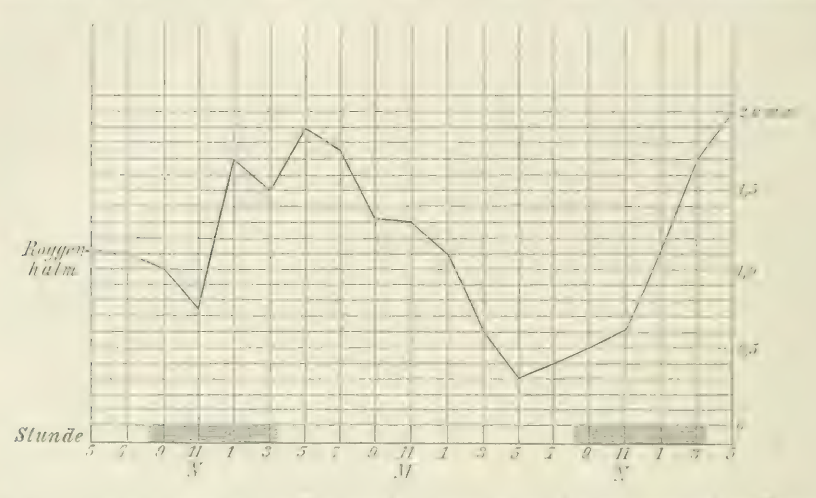


Fig. 161. Curve zur Darstellung des Einflusses der Tageszeiten auf die Geschwindigkeit des Wachsens, mittelst des Registrirapparates gewonnen. Die Horizontale, mit Stunde bezeichnete Linie stellt die Abscisse dar; sie ist in gleiche Theile getheilt, welche immer Zeiträume von 2 Stunden bedeuten und mit den Tagesstunden bezeichnet sind. Ueber diesen Abschnitten stehen verticale Linien, die Ordinaten. Auf diesen sind in Längenmaßen die durch den Apparat 10mal vergrößerten absoluten Zuwachse in Millimeter während je 2 Stunden aufgetragen. Die so gewonnenen Punkte der aufeinanderfolgenden Ordinaten, durch Linien verbunden, geben die hier dargestellte Curve, deren Steigen und Sinken die Veränderung der Wachsthumsgeschwindigkeit in den einzelnen Tageszeiten genau angiebt. (Beobachtungszeit Mitte Juni; Temperatur 18—22° C.) Näheres über die Eigenschaften dieser Curve ist im Abschnitt über Wachsthum zu finden.

liegt aber für jede einzelne Lebensthätigkeit ein bestimmter Wärmegrad, bei welchem dieselbe ihre größte Energie entwickelt; wir nennen diesen Grad das **Optimum**. Eine genauere Untersuchung ergiebt, dass, wenn wir von der unteren Temperaturgrenze ausgehen, bei jedem höheren Temperaturgrad, wenn er constant wirkt, auch die Energie der Vegetationsvorgänge eine größere ist, bis sie bei dem Temperaturoptimum das Maximum erreicht, und wenn die Wärme noch höher steigt, schrittweise sich wieder vermindert, um mit Erreichung der oberen Grenze ganz aufzuhören. Im Allgemeinen haben die einzelnen Lebenserscheinungen ihre besonderen Temperaturgrenzen und Optima; so kann es kommen, dass bei niedrigen Temperaturen die verschiedenen Thätigkeiten der Pflanze nicht mehr harmonisch zusammenwirken, indem z. B. das Wachsen noch fortdauert, aber die Chlorophyllbildung bereits gehindert ist, so dass die aufwach-

senden Theile mangelhaft ergrünen. Auch liegen bei den einzelnen Pflanzenarten die Grenzen und Optima einer und derselben Function bei verschiedenen Temperaturgraden, so dass diese Abhängigkeiten für jede Pflanze besonders festgestellt werden müssen.

Man kann nun diese Beziehungen zwischen den Lebenserscheinungen der Pflanze und den äußeren Einwirkungen auch graphisch darstellen, indem man auf einer Horizontallinie, der sogenannten Abscisse, von links nach rechts fortschreitend eine Anzahl gleicher Theile aufträgt, die, wenn es sich z. B. um Temperaturwirkungen handelt, mit 0°, 1°, 2°, 3° etc. bis gegen 50° bezeichnet werden, alsdann auf diesen Punkten verticale Linien, die sogenannten Ordinaten, errichtet, deren Länge die entsprechenden Wirkungen an der Pflanze, also z. B. die während gleicher Zeiten bei den betreffenden Temperaturen erreichten Längenzuwachse ausdrücken. Diese verticalen Linien stellen dann die Ordinaten einer Curve dar, die wir erhalten, wenn wir die oberen Endpunkte derselben durch eine zusammenhängende Linie verbinden. Um bei dem gewählten Beispiele stehen zu bleiben, hätten wir dann die Temperaturcurve des Wachsthums. Aber auch andere Thätigkeiten der Pflanze lassen sich ihrem jeweiligen Werthe nach durch verticale Ordinaten ausdrücken, z. B. der Einfluss der Tageszeiten auf das Wachsthum, wie es in unserer beistehenden Fig. 161 geschehen ist, oder die Geschwindigkeit einer Bewegung, die Zahl ausgeschiedener Sauerstoffblasen, Chlorophyllbildung etc. Soweit derartige Untersuchungen über den Einfluss anderer Factoren vorliegen, zeigen diese Curven mit den Temperaturcurven insofern Uebereinstimmung, als auch sie bei einer gewissen Intensität der äußeren Wirkung beginnen, bei einem Optimalpunkte das Maximum erreichen, um dann wieder bis zur Abscisse hinab zu sinken.

Es sind nun hauptsächlich von folgenden äußeren Factoren die Einwirkungen auf das Pflanzenleben genauer bekannt.

I. Die Wärme.

§ 27. Die Temperatur des Pflanzenkörpers steigt und fällt mit derjenigen der Umgebung; denn zwischen dieser und der Pflanze findet ein beständiger Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt.

Bei der Wärmeleitung kommt in Betracht, dass das Zellgewebe, insbesondere das Holz, ein schlechter Wärmeleiter ist. Auch ist die Wärmeleitungsfähigkeit des Holzes in der Längsrichtung größer als in der Querrichtung, so dass die Temperatur der Baumstämme von complicirten Verhältnissen regulirt wird. Aus der schlechten Wärmeleitung erklärt sich, warum man das Innere der Baumstämme an sonnigen Tagen kälter, Nachts wärmer als die umgebende Luft findet, und warum es im Winter das Minimum der Lufttemperatur nicht erreicht, im Sommer aber das Maximum der Tagestemperatur erst am Abend oder in der Nacht. An sonnigen Tagen werden die Temperaturmaxima um so größer, je näher die Schichten der besonnten Oberfläche liegen, während an trüben Tagen

der Baumstamm in derselben Höhe nahezu die gleiche Temperatur in allen Tiefen hat. In Zweigen und Aesten steigt und sinkt die Temperatur rascher als in dicken Stämmen. Auch kleinere Pflanzentheile können durch Insolation stark erwärmt werden; so beobachtete ASKENASY bei 28.1° C. Schattentemperatur durch Besonnung an Sempervivum alpinum eine Erwärmung bis zu 52° C., an dünnblätterigen Pflanzen bis zu 35° C.

Die Wärmestrahlung bewirkt vorzüglich an den in der Luft befindlichen Pflanzentheilen Veränderungen der Temperatur, besonders wenn dieselben bei geringer Masse eine große Oberfläche besitzen, wie viele Stengel und Blätter. Diese sind daher im Freien meist kälter als die umgebende Luft und können in heiteren Nächten durch Ausstrahlung um mehrere Grade gegen die darüber befindliche Luft sich abkühlen, wie man auch an der Thaubildung und an dem Reif, der sich in großen Mengen auf den Pflanzen absetzt, erkennen kann.

Die Temperatur des Pflanzenkörpers wird außerdem auch durch einige Lebensprocesse der Pflanze beeinflusst. Die großen Wassermengen, welche von den Wurzeln nach dem Baumstamme geführt werden, bedingen eine gewisse Abkühlung des letzteren. Ferner wirkt die hauptsächlich an den Blättern erfolgende Transpiration wärmebindend, also abkühlend auf die betreffenden Theile. Umgekehrt ist die Athmung ein wärmebildender Process, der da, wo Wärmestrahlung und Transpiration weniger wirksam sind, eine bedeutende Selbsterwärmung der Pflanze verursachen kann. Wir werden die letztere im Anschlusse an den Athmungsprocess später näher betrachten.

Dass Temperaturwechsel auch das Volumen der Gewebemassen beeinflusst, ist wenigstens bezüglich des trockenen Holzes sicher gestellt. In analoger Weise, wie durch die Imbibition mit Wasser die Quellung des Holzes in longitudinaler Richtung viel geringer ist, als in der Richtung quer zu den Fasern, ist es auch die Ausdehnung durch Erwärmung, nur mit dem Unterschiede, dass die letztere ungefähr tausendmal kleiner ist als die Dimensionsänderungen durch Wasseraufnahme. Die Wärmeausdehnungscoefficienten betragen nämlich nur Hunderttausendtel und Milliontel der Längeneinheit; so ist z. B. nach VILLARI bei Temperaturen zwischen 2° und 34°

	der Wärmeausdehnungscoëfficient für 1°		
bei	in radialer Richtung	in der Längsrichtung	Verhältniss
Buxus	0,0000614	0,00000257	25 : 1
Tanne	0,0000584	0,00000371	16 : 1
Eiche	0,0000544	0,00000492	12 : 1
Fichte	0,0000341	0,00000411	6 : 1

Sehr groß ist die Beeinflussung der Lebensthätigkeiten durch die Wärme. Kaum eine derselben dürfte davon ganz unabhängig sein. In erster Linie ist die Wärme eine Bedingung jeglichen Wachsens der Pflanze und somit auch der Keimung der Sporen und der Samen, wie wir dies in der Lehre vom Wachsen näher kennen lernen werden. Demnächst sind wichtige Functionen, welche mit der Ernährungsthätigkeit der Pflanze im Zusammenhange stehen, von der Wärme abhängig, so die Bildung des Chlorophylls, die Assimilation der Kohlensäure in den grünen Pflanzentheilen, die von den Wurzeln ausgeübte Wasser-

aufsaugung aus dem Erdboden, die Fruchtbildung und die Erzeugung gewisser Pflanzenstoffe. Ferner werden von der Temperatur beeinflusst die Respiration, verschiedene Bewegungserscheinungen, namentlich die Reiz- und die periodischen Bewegungen, und von den direct sichtbaren Erscheinungen innerhalb der lebenden Zelle die Bewegungen des Protoplasmas. Alle diese Processe haben ihre bestimmten Temperaturgrenzen in dem oben festgestellten Sinne, und es wird von denselben näher die Rede sein in denjenigen Abschnitten, wo wir diese einzelnen Functionen selbst behandeln werden.

Tödtliche Wirkungen der Temperatur. Wenn die Wärme die Temperaturgrenze einer oder der andern Lebensthätigkeit überschreitet, und also die letztere zum Stillstand bringt, so kann dies zu einer Todesursache werden, indem dann das Ineinandergreifen der verschiedenen Lebensvorgänge gestört wird. So kann z. B. durch zu niedere Temperatur des Erdbodens die Thätigkeit der Wurzeln gehindert werden, und also, wenn dabei die Transpiration an den Blättern fortdauert, kein Ersatz des verlorenen Wassers mehr stattfinden.

Von dieser mittelbaren Beschädigung ist aber die direct tödtliche Wirkung zu hoher und zu niederer Temperatur wesentlich verschieden. Es lassen sich in dieser Beziehung keineswegs allgemein gültige Temperaturgrade angeben, sondern die Pflanzen und ihre einzelnen Theile sind dagegen sehr ungleich empfindlich. Je nach Pflanzenarten zeigen sich darin große Unterschiede, und der Hitze- wie der Kältetod hängen wesentlich von dem Wassergehalte des betreffenden Pflanzentheils ab. Wir betrachten zuerst:

1. Die Tödtung durch Hitze. Nach den Untersuchungen von Sachs und de Vries werden safthaltige Pflanzentheile verschiedenartiger Phanerogamen bei einem Aufenthalt von nur 10 Minuten in Wasser von 45—46° C. getödtet, während sie in der Luft längere Zeit 48—49° C. ertragen, aber bei 51° C. schon nach 10 Minuten sterben. Lufttrockene Pflanzentheile dagegen, wie reife Samen und Sporen, sind gegen Hitze überaus widerstandsfähig. Im gewöhnlichen lufttrockenen Zustande halten Weizen- und Maiskörner eine Stunde lang 65° C., Erbsensamen sogar über 70° C. aus, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, während sie im gequollenen, also mit Wasser vollgesogenen Zustande schon bei 53 bis 55° C. getödtet werden. Die außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen Hitze, welche Pflanzenzellen einfach dadurch, dass ihnen alles Wasser vorher entzogen worden ist, erreichen, geht aus den Versuchen von Krasan, Just und Höhnel hervor, welche die Samen durch langsames Erwärmen zunächst wasserfrei machten, worauf dieselben längere Zeit 100° C., die meisten 110° C., vorübergehend sogar 120° C. ohne Verlust der Keimfähigkeit aushielten. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Pilzsporen. Nach einer bei Sachs erwähnten Beobachtung Tarnowski's keimen Sporen von Penicillium glaucum und Rhizopus nigricans, 1—2 Stunden in Luft auf 70—80° C. erwärmt, nur noch sehr selten, nach Erwärmung auf 82—84° C. nicht mehr, während sie in Nährflüssigkeit schon 54 bis

55° C. nicht ertragen. Aehnliche Beobachtungen an Pilzsporen machten auch Hoffmann, Pasteur, Nägeli u. A. Die Bacterien unterliegen im Allgemeinen denselben Gesetzen; doch haben Pasteur, Cohn u. A. gefunden, dass gewisse Bacillusformen in ihren Sporenzuständen selbst ein ein- bis zweistündiges Kochen aushalten; erst bei länger anhaltender Siedetemperatur werden sie getödtet, und bei genügend langer Dauer hat auch schon eine Temperatur von 60° C. diesen Erfolg; doch reicht manchmal eine 3—4 tägige Erwärmung der Flüssigkeit auf 70—80° C. nicht hin, um die Bacillen zu tödten. Man muss daher, um trockene Körper keimfrei zu machen (sterilisiren), sie jedenfalls einige Zeit lang auf 130° C. erwärmen und bei Flüssigkeiten bedarf es, um die resistenten Bacillusformen zu tödten, eines mehrstündigen Kochens. Cohn nimmt an, dass diese fast unglaubliche Widerstandsfähigkeit auf einem erschwerten Eindringen von Wasser in die Sporen von Bacillus beruhe; allein es muss auch berücksichtigt werden, dass nach demselben Beobachter diese Bacillenformen noch Vermehrung zeigen, was ohne Wassereintritt unmöglich ist, bei 47—48° C., also bei einer für andere Pflanzen tödtlichen Temperatur. Dass Pflanzen eine mit ihrem Vorkommen zusammenhängende, also wahrscheinlich durch Anpassung mit der Zeit erworbene specifisch ungleiche Befähigung, hohe Temperaturen zu ertragen, besitzen, zeigen auch die Beobachtungen über das Vorkommen von Algen in heißen Quellen, die wir besonders Cohn und Hoppe-Seyler verdanken. Nach Ersterem treten in dem Wasser der Carlsbader Thermen erst dann, wenn dasselbe bis auf 53.7° C. abgekühlt ist, Leptothrix, mit etwas weiterer Abkühlung auch andere Oscillarien, Diatomaceen und andere Algen auf.

2. Die **Tödtung durch Kälte** ist ebenfalls von der Menge des in den Zellen vorhandenen Wassers abhängig. Denn jedenfalls beruht in erster Linie auf diesem Umstande die sehr ungleiche Empfindlichkeit der Pflanzen und Pflanzentheile gegen Frost. Man kann im Allgemeinen sagen, dass, je wasserärmer ein Pflanzentheil ist, er um so größeren Kältegraden widersteht. Es ist das ersichtlich aus den nachfolgenden, meist den Beobachtungen Göppert's entlehnten Angaben über die Temperaturen, bei welchen verschiedene Pflanzen dem Froste erliegen. Bei 1—1.5° C. Kälte erfrieren Coleus Verschaffeltii, bei 1.5° Cucumis sativus, Cucurbita Pepo, Phaseolus nanus, bei 2° Canna indica, Georgina variabilis, bei 2—3° Zea Mais, Chenopodium Quinoa, Solanum Lycopersicum, Tropaeolum majus, Ricinus communis, bei 4° Atropa Belladonna, Phytolacca etc., während die Getreide-Wintersaaten und viele wildwachsenden einheimischen Pflanzen, wenn sie noch in Vegetation vom Froste überrascht werden, wie Bellis perennis, Stellaria media, Senecio vulgaris, 10° C. Kälte und mehr selbst ohne Schneebedeckung ertragen. Den härtesten Wintern sogar trotzen die in der gemäßigten Zone einheimischen, im Freien wachsenden Bäume und Sträucher, weil deren Knospen und Rinden in der winterlichen Ruheperiode den größten Theil ihres Wassers abgegeben haben, während bekanntlich nicht ausgereifte, also noch safthaltige Triebe, vom Winter überrascht, schnell zu Grunde gehen. Viele

Laubmoose, Lebermoose und Flechten, welche an Baumstämmen und Felsen schneeentblößt wachsen, widerstehen ebenfalls der stärksten Winterkälte. Auch Pilze von lederartiger Consistenz, desgleichen die wintergrünen Blätter der Coniferen, der Mistel, des Epheu etc., welche im winterlichen Zustande sehr saftarm sind, ertragen unsere härtesten Winter. Das Aeußerste in Widerstandsfähigkeit leisten die trockenen Samen, die Pilzsporen, sowie die Spaltpilze und Hefezellen, welche selbst bei außerordentlichen, nur durch künstliche Mittel erreichbaren Kältegraden ihre Keimfähigkeit nicht verlieren. Dahingegen sind von Wasser aufgequollene Samen gegen Frost sehr empfindlich. Unter den Wasserpflanzen können wenigstens manche Algen, wie Spirogyra, Mesocarpus, Cladophora, auch wenn sie im Eise eingefroren sind, ihre Lebensfähigkeit behalten. Einen gewissen Einfluss haben auch die vorausgegangenen Culturbedingungen: Pflanzen, die bei höherer Temperatur gewachsen sind, widerstehen der Kälte im Allgemeinen schlechter, als Pflanzen derselben Art, wenn sie bei niederer Temperatur erzogen worden sind.

Beim Gefrieren der Pflanzen findet natürlich ein Erstarren des Saftes zu Eis statt. Dabei ist aber zunächst zu berücksichtigen, dass die Pflanzensäfte nicht reines Wasser, sondern Lösungen darstellen. Wir wissen nun aus der Physik, dass die letzteren im Allgemeinen einen tieferen Gefrierpunkt haben, als reines Wasser, und ferner, dass eine gefrierende Lösung sich scheidet in reines Wasser, welches zu Eis erstarrt, und in eine concentrirtere Lösung, deren Gefrierpunkt wiederum tiefer liegt. Der Frost bringt also auch in der Pflanze zunächst nur einen Theil des Zellsaftwassers zum Gefrieren, und der noch nicht gefrorene Theil des Saftes wird concentrirter. Außerdem ist aber auch Wasser in der Zellhaut und im Protoplasma als Imbibitionswasser durch moleculare Kräfte zwischen den Molekülen dieser Körper festgehalten. Auch hier macht sich ähnliches wie beim Gefrieren einer Lösung geltend: es krystallisirt nur ein Theil des imbibirten Wassers, der andere bleibt als Imbibitionswasser zwischen den Molekülen des Körpers, der dem entsprechend sein Volumen vermindert, sich zusammenzieht. Hieraus erklärt sich zur Genüge sowohl das Gefrieren der Pflanzen bei ungleichen Kältegraden als auch das völlige Unterbleiben einer Eisbildung in sehr saftarmen Pflanzentheilen. Was die Eisbildung in der Pflanze anlangt, so findet dieselbe nur dann innerhalb der Zelle mit einem Male statt, wenn rasch starke Kälte einwirkt; aber in der Regel, besonders wenn die Temperatur sich langsam auf —5° C. oder noch weiter erniedrigt, gefriert das Wasser nicht in der Zelle selbst, sondern der zu Eis erstarrende Theil desselben wird von der Zelle losgerissen und krystallisirt auf der Außenseite der Zellmembran; es bilden sich Eiskrusten auf der Oberfläche der saftreichen Gewebe. Diese Krusten bestehen aus lauter Eiskryställchen, welche rechtwinklig auf der Gewebeoberfläche stehen und oft ziemlich lang werden, weil sie sich immer durch Wachsen an ihrer Basis verlängern. Da nämlich das Gewebe selbst nicht gefriert, wie man an seinem Geschmeidigbleiben erkennt, und da sogar die Gefäß-

bündel von den Wurzeln aus immer neues Wasser zuführen können, so entstehen oft sehr mächtige Eiskrusten, die sogar manchmal unter Durchbrechung der Epidermis wie Platten oder Kämme aus den Stengeln und Blattstielen hervorwachsen. Die Eiskrusten entstehen in der Pflanze da, wo in saftreichen Geweben natürliche Intercellularräume gegeben sind und wo die Zellen am leichtesten auseinandergedrängt werden können, also bei Stengeln und Blattstielen zwischen der Epidermis und dem saftreichen Rindenparenchym, sowie um solche Parenchympartien, welche von Gefäßbündeln durchzogen sind (vergl. Fig. 162), oft auch auf den Wänden der Markhöhlen, bei Blättern zwischen der Epidermis und dem Mesophyll. Im gefrorenen Zustande ist eine Pflanze steif und spröde. Nicht selten nimmt sie beim Gefrieren auffallende Krümmungen an; aufrechte Stengel und Blüthenstiele erscheinen umgebogen, Blattstiele und Blätter unregelmäßig hin- und her- oder herabgekrümmt.

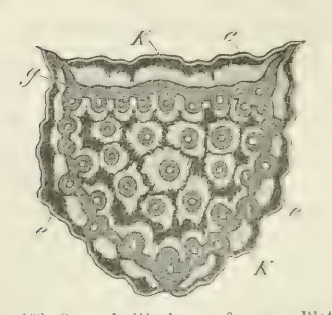


Fig. 162. Querschnitt eines gefrorenen Blattstieles von Cynara Scolymus; *e* abgelöste Epidermis, *g* Parenchym, in welchem die weiß gelassenen Fibrovasalstränge liegen; es ist während des Gefrierens zerrissen, wobei eine peripherische Schicht von mehreren inneren Partien, welche die Stränge umhüllen, sich abgesondert hat. Alle freien Oberflächen der Parenchymtheile sind mit Eiskrusten *KK* überzogen, welche aus dicht gedrängten Prismen bestehen. Die Hohlräume sind schwarz gehalten. Nach SACHS.

Dies rührt daher, dass das bei der Eisbildung an Wasser ärmer werdende Gewebe sich entsprechend zusammenzieht und seinen Turgor verliert; da nun dieser Process an derjenigen Seite zuerst beginnt, welche die stärkste Abkühlung erleidet, so müssen selbstverständlich Krümmungen eintreten. Die **Frostspalten** der Baumstämme, worunter man bei Frostwetter plötzlich und manchmal unter starkem Knall entstehende, bei Erwärmung sich wieder schließende Längsspalten versteht, beruhen auf der Volumenänderung des Holzkörpers, welche derselbe in Folge des Wasserverlustes beim Gefrieren erleidet, und welche beim Holze immer in tangentialer Richtung größer als in radialer ist, weshalb dasselbe auch beim gewöhnlichen Austrocknen solche radiale Sprünge bekommt.

Das Gefrieren hat aber nicht nothwendig das **Erfrieren** der Pflanze zur Folge. Die Veränderungen, welche sich beim Aufthauen eines gefrorenen Pflanzentheiles zeigen, können nämlich zweierlei Art sein: entweder erweist sich derselbe sogleich als todt, er ist dürr, oder wenn er saftreich war, verliert er sein Wasser sehr schnell durch Verdunstung oder man kann es durch leichten Druck aus ihm wie aus einem Schwamme auspressen, seine grüne Farbe ist oft in Braun oder Schwarz verwandelt — alles gewöhnliche Todessymptome. Oder der Pflanzentheil erscheint nach dem Aufthauen wieder frisch und lebend. In dem letzteren Falle ist also der gefrorene Zustand nicht tödtlich gewesen. SACHS hat nun weiter gefunden, dass in manchen Fällen, z. B. bei gefrorenen Rübenstücken, die Tödtung erst durch die Art des Aufthauens bewirkt wird.

indem dasselbe Gewebe, welches wenn es nach dem Gefrieren rasch aufthaut, desorganisirt wird, lebensfrisch bleibt, wenn es bei gleicher Kälte gefroren, langsam aufthaut. Man kann sich dies so erklären, dass das aus den Zellen ausgefrorene Wasser, wenn es langsam aufthaut, auch wieder allmählich in die Zellen zurückkehren und dort die früheren Zustände der Zellsaftconcentration und der Imbibition von Zellhaut und Protoplasma wiederherstellen kann, während es bei einem plötzlichen Aufthauen nicht sogleich aufgesogen wird und zum Theil in die Zwischenräume des Gewebes läuft. SACHS suchte die Ursache des Frosttodes überhaupt in den Moment des Aufthauens zu verlegen. Die nothwendige Consequenz dieser Anschauung würde die sein, dass der gefrorene Zustand überhaupt nicht die Ursache des Erfrierens ist, und dass man im Stande sein müsste, jeden gefrorenen Pflanzentheil zu retten, sobald nur in der richtigen Weise dafür Sorge getragen wird, dass der Uebergang aus dem gefrorenen in den aufgethauten Zustand sehr allmählich erfolgt. Wie aber von mir zuerst beobachtet und dann von MÜLLER-THURGAU bestätigt wurde, sind in vielen Fällen die Pflanzentheile schon im gefrorenen Zustande todt, weil in Folge der Eisbildung in der Pflanze die Zellen einen so starken Wasserverlust erlitten haben, dass dieser direct zur Todesursache der Zelle wurde; es ist bekannt, dass Zellen saftreicher Gewebe, wie die der Stengelrinde, des Mesophylls der Blätter in der Zeit der Vegetationsthätigkeit der Pflanze nur einen mäßigen Wasserverlust ohne Schaden ertragen. Oft sind aber solche Blätter schon während des Frostes und gleich beim Wiedereintritt der Wärme trocken wie dürres Heu; denn auch die Eiskrystalle verdunsten allmählich aus der Pflanze, wenn der Frost länger anhält. In solchen Fällen hat der Frost selbst schon die Pflanze getödtet. Man wird es daher verständlich finden, warum nur solche Organismen und Pflanzentheile die tiefsten Kältegrade ertragen, welche durch Austrocknen nicht beschädigt werden.

Aus der Herrschaft, welche die Temperatur über die Lebensvorgänge der verschiedenen Pflanzen ausübt, erklärt sich auch die Abhängigkeit der Pflanzenwelt von Klima und Jahreszeiten. Die großen Verschiedenheiten, welche die Vegetation aufweist, wenn man vom Aequator aus nach den Polen hin fortschreitet, haben wesentlich ihren Grund in dem verschiedenen Wärmebedürfniss der Pflanzen und in den ungleichen vegetabilischen Productionen, welche durch die ungleichen Wärmemengen in den verschiedenen geographischen Breiten bedingt sind. Während in den heißen Zonen eigenartige Pflanzenformen auftreten, welche wegen ihres hohen Wärmebedürfnisses von den anderen Zonen ausgeschlossen sind, und hier die üppigste Pflanzenwelt in riesenhaften Bildungen und überschwenglicher Production von vegetabilischem Material durch die stets günstigen Temperaturverhältnisse ermöglicht wird, treten nach den gemäßigten Zonen hin ganz andere Pflanzenarten auf, deren Bedürfnisse sich der abnehmenden Wärme angepasst haben, und die Pflanzenwelt wird einförmiger und dürftiger, je mehr die Wärmemenge des Jahres abnimmt, bis endlich in den kalten Zonen die baumartige Pflanzenform nicht mehr

erzeugt werden kann, sondern nur kleine dicht am Boden wachsende Sträuchlein, niedrige Kräuter, Gräser, Moose und Flechten vorkommen, die während der kurzen Sommerperiode des Jahres nur noch einer geringen pflanzlichen Production fähig sind. Aus demselben Grunde treffen wir beim Aufsteigen von der Ebene aus ins Gebirge entsprechend dem kälter werdenden Klima in den übereinanderliegenden Gebirgshöhen eine fast ganz gleiche Aufeinanderfolge verschiedener Vegetationsverhältnisse als wie beim Fortschreiten gegen die Pole hin.

In den Zonen, wo jährlich Sommer und Winter wechseln, bewirkt die der Vegetation ungünstige Temperatur der Wintermonate die auffallendste Veränderung in der Pflanzenwelt. Es ist dies der Gegensatz der Winterruhe gegenüber der Lebensthätigkeit der Pflanzen im Frühling und Sommer. Die niedere Temperatur des Winters macht alle Lebenserscheinungen der Pflanzen unmöglich, und für diese Zeit bereiten sich die letzteren auch allemal in gewisser Weise vor, z. B. indem die Kräuter ihre nur für einen Sommer geschaffenen oberirdischen Sprosse und viele Bäume ihre ebenso nur für eine Sommerperiode functionirenden Blätter abwerfen, aber vorher den nöthigen Wintervorrath von Nährstoffen in sich ansammeln, den sie sogleich beim Wiedererwachen ihrer Lebensthätigkeit in den ersten Wochen des Frühlings nöthig haben. So ist von den kleineren Pflanzen, da ihre perennirenden Theile in völliger Ruhe innerhalb des Bodens sich befinden, im Winter wenig zu sehen, und auch die Bäume und Sträucher mit ihren festgeschlossenen ruhenden Knospen verharren völlig unveränderlich. Wiederum ist es nur die Temperatur, welche dieses kahle und leblose Bild der Winterlandschaft beim Eintritte des Frühlings belebt, indem bei höherem Stande der Sonne und der damit zusammenhängenden Erwärmung der Luft und des Erdbodens die unterirdischen Theile der Stauden, die Knospen der Holzpflanzen sich regen und zuerst sehr langsam, dann mit zunehmender Wärme immer schneller die neuen Sprosse, Blätter und Blüthen ans Tageslicht senden. Auch darin ist nur die Temperatur das Wirksame, dass die Pflanzenwelt dieses Bild des Frühlinges in verschiedenen Gegenden zu sehr ungleichen Zeiten gewinnt. Wenn wir im Sommer aus der Ebene in die alpinen Höhen emporsteigen oder eine Reise nach dem hohen Norden unternehmen, so treffen wir in diesen klimatisch kühleren Gegenden einen verspäteten Frühling. Selbst in den verschiedenen Strichen und Lagen engerer Bezirke zeigen sich in den Aufblühzeiten einer und derselben Pflanzenspecies in demselben Frühling alljährlich constante Unterschiede um eine gewisse Anzahl von Tagen, was ebenfalls mit klimatischen Verhältnissen zusammenhängt und geradezu mit als Maßstab für die letzteren verwendet wird. Umfassendere Beobachtungen und Zusammenstellungen dieser Erscheinungen bilden den Gegenstand der Phänologie. Wie durch die klimatischen Verhältnisse ein verspäteter Frühling bedingt wird, so hängt mit denselben auch ein früherer Winter zusammen, also eine Verkürzung des Sommers, die gleichfalls gewisse Erscheinungen in der Pflanzenwelt im Gefolge hat, besonders das Unmöglichwerden des Ackerbaues

in kalten Gebirgslagen und in den nördlicheren Ländern wegen der für die Reifung der Feldfrüchte nicht mehr hinreichenden Dauer des Sommers.

Wenn auch die Winterruhe, zu welcher die Pflanzen der kühleren Klimate alljährlich übergehen, ihren letzten Grund in der für die Lebensthätigkeiten ungeeigneten niederen Temperatur des Winters hat, so ist doch der Eintritt dieser Ruheperiode an der Pflanze nicht die unmittelbare Folge einer Temperaturerniedrigung. Die bei uns einheimischen, im Freien wachsenden Pflanzen zeigen die oben angedeuteten Vorbereitungen für die Winterruhe und treten sogar schon in den völligen Ruhezustand im Spätsommer oder Herbst, wo noch günstige Vegetationstemperaturen herrschen, und einmal in die Ruheperiode getreten sind diese Pflanzen wenigstens im Anfange derselben durch Wärme nicht zu erwecken. Denn wenn man im Anfange der kalten Jahreszeit ruhende Holzpflanzen in ein Warmhaus bringt, wo sie eine Temperatur finden, welche im Frühjahre ein rasches Oeffnen ihrer Knospen bewirkt, so bleiben sie zunächst jedenfalls wochenlang in voller Ruhe. Ebenso machen Bäume unseres Klimas in wärmere Länder verpflanzt dort ebenfalls ihre Winterruhe durch. Und Kartoffelknollen, Rhizome und Zwiebeln verschiedener Pflanzen lassen sich auch durch Wärme nicht zum Treiben bringen, bevor sie nicht eine gewisse Ruhepause durchgemacht haben. Jedenfalls giebt es nur wenige perennirende Gewächse, welche zu jeder beliebigen Zeit im Winter treiben, sobald die Temperatur günstig wird, wie z. B. Bellis perennis, welches im December oder Januar zum Blühen kommt, wenn warmes Wetter herrscht. Man muss also annehmen, dass die Pflanzen der gemäßigten Klimate in ihre ganze Entwickelung eine Periodicität aufgenommen haben, welche unter den Begriff der Anpassungen an die äußeren Verhältnisse fällt, und wie alle Anpassungen erblich geworden, also dergestalt der Pflanze inhärent ist, dass sie durch äußere Bedingungen weder hervorgerufen noch unterdrückt werden kann. Aber eine gewisse Beeinflussung der Winterruhe durch äußere Factoren besteht unzweifelhaft. Es ist das namentlich die Abkürzung derselben, welche durch zeitig eintretende Erwärmung zu erzielen ist, worauf das sogenannte Frühtreiben beruht. Topfpflanzen von Flieder, Obstbäumen u. dergl. oder auch geschnittene und in Wasser gestellte Zweige dieser Pflanzen, zeitig in ein Warmhaus gebracht, kann man schon um Weihnachten in Blüthe haben, und viele Frühlingsblumen, wie Tulpen, Maiblümchen, Hyacinthen u. dergl. lassen sich in derselben Weise schon früh im Winter zum Blühen bringen. Das gewöhnliche Mittel der Gärtner, frühblühende Pflanzen zu erzielen, welches darin besteht, dass dieselben durch Trockenhaltung etc. möglichst früh zum Einziehen und zur Ruhe gebracht werden, kürzt wohl die Ruheperiode nicht eigentlich ab, sondern verfrüht sie nur. Wohl aber fand ich, dass winterruhende Pflanzen wirklich ihre Ruheperiode abkürzen und zeitiger zum Treiben kommen, wenn sie während ihrer Ruhe der Einwirkung der Kälte, wenn auch nur für kurze Zeit ausgesetzt worden sind. Aus einer Reihe von Versuchen hebe ich nur einige hervor. Von einer Anzahl Pflanzen von Syringa vulgaris wurde die eine Hälfte im November einem natürlichen Froste von —5, z. Th. —11° C. ausgesetzt, die andere Hälfte frostfrei erhalten; als sie dann sämmtlich ins Warmhaus versetzt wurden, begannen die ersteren schon am 15. December zu treiben, die anderen erst Anfang März. Eine Anzahl Deutzia gracilis wurde im October künstlich bis auf —5° C. abgekühlt, eben so viel blieben frostfrei; darnach ins Warmhaus gesetzt, trieben die ersteren schon am 5. November, zeigten am 27. November Blüthenknospen und blühten am 24. December, während die nicht im Frost gewesenen Pflanzen erst am 20. Januar blühten. An ruhenden Samen dagegen scheint, wie verschiedene Beobachter, zuletzt Kny constatirten, vorübergehende Abkühlung kein schnelleres Keimen zu bewirken. Die Ruheperiode der Pflanzen suchte Sachs zu erklären aus einem langsamen Entstehen der Fermente, die zur Auflösung und Activirung der Reservestoffe nöthig sind, während Müller-Thurgau sie mit dem Zuckergehalt in Verbindung bringt. Letzterer hatte gefunden, dass das Süßwerden der Kartoffeln in der Kälte von der Fortdauer der Umwandlung

von Stärke in Zucker und dem geringeren Verbrauch des Zuckers durch die in der Kälte geringer werdende Athmung herrühre, wodurch Zucker angehäuft wird; er hat aber auch beobachtet, dass die durch Kälte süß gewordenen Kartoffeln, in einen warmen Raum gebracht, sich viel rascher entwickeln als nicht süße; die größere Menge des disponiblen Zuckers ist nach Ansicht dieses Forschers die Ursache des Austreibens.

Literatur. Göppert, Die Wärmeentwickelung in den Pflanzen. Breslau 1830 und Bot. Zeitg. 1871 und 1875. — Rameaux, Ann. des sc. nat. II. sér. T. 19. 1843. pag. 760. — de Candolle, Pflanzenphysiologie. 1835. II. pag. 662. — Krutzsch, Temperatur der Bäume. Jahrb. d. Forstakad. Tharand. 1854. — Ebermayer, Die physikalische Einwirkung des Waldes auf Luft und Boden. 1873. I. pag. 119. — Th. Hartig, in botan. Jahresber. 1873. pag. 507; 1874. pag. 760. — Cohn, in Flora 1863. pag. 338. — Hoppe-Seyler, in Pflüger's Archiv f. Physiol. 1875. Bd. XI. pag. 118. — Sachs, Krystallbildungen etc. Verhandl. d. Ges. d. Wiss. Leipzig 1860 und landw. Versuchsstation. 1860. V. pag. 167. — Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864. pag. 5. — H. de Vries, Matériaux pour la connaissance de l'influence de la temperature. Archives Néerlandaises. T. V. 1870. — Villari in Poggendorf's Annalen. 1868. Bd. 133. pag. 412. — Caspary, in Bot. Zeitg. 1855. pag. 449. — Pasteur, in Ann. de chim. et de physique 1862. 3. sér. T. 64. pag. 90. — Krasan, in Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. Wien 1873. — Just, in Cohn's Beiträgen zur Biologie d. Pfl. 1877. II. pag. 311. — Hoffmann, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. II. pag. 324. — Nägeli, Die niederen Pilze. München 1877. pag. 202. — Höhnel, in Haberlandt's wissensch. prakt. Untersuch. 1877. II. pag. 77. — Prillieux, in Ann. des sc. nat. 1869. V. sér. T. 12. pag. 129 und Revue des eaux et forêts T. XX. pag. 441. — Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. pag. 171—204. — Müller-Thurgau, in Landwirthsch. Jahrbücher 1880. und 1885. — Kny, Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Fr. z. Berlin 15. Nov. 1887. — Maquenne, Recherches sur la détermination des pouvoirs absorbants et diffusifs des feuilles. Ann. agron. T. VI. pag. 321. — Ihne, Baumtemperaturen, Allgem. Forst- und Jagdzeitung, XII. Juli 1883. — Ueber Phänologie: Hoffmann, Witterung und Wachsthum oder Grundzüge der Pflanzenklimatologie. Leipzig 1857. — Resultate der wichtigsten pflanzenphänologischen Beobachtungen in Europa. Gießen 1885. — Phänologische Untersuchungen. Gießen 1887.

II. Das Licht.

§. 28. Da im Allgemeinen die Zellmembranen, sowie die Inhaltsbestandtheile der Zelle für die Lichtstrahlen durchdringbar sind, wovon wir uns an jedem Pflanzendurchschnitt unter dem Mikroskop überzeugen, so dringt das Licht auch in den Pflanzenkörper ein. Jedoch ist der Grad der Durchleuchtung je nach Pflanzentheilen verschieden. Manche Hautgewebe, wie viele Frucht- und Samenschalen, auch mehr oder weniger der Kork und die Borke, desgleichen die Knospenschuppen absorbiren wegen der Farbstoffe, die sie enthalten, mehr oder weniger Licht und dienen daher der Pflanze auch als verdunkelnde Umhüllung. Auch durch spiegelnde Oberflächen, sowie wenn der einfallende Strahl öfters aus Zellmembranen in lufthaltige Intercellulargänge oder lufthaltige Zellräume dringen muss, geht ein Theil des Lichtes durch Reflexion verloren. Dass das Licht in die Pflanze eindringt, sieht man schon daraus, dass nicht zu dicke Blätter oder Scheiben, die man aus einem Pflanzentheile geschnitten hat, durchscheinend sind. Genauer ist die Durchleuchtung der

Pflanzengewebe von SACHS studirt worden. Darnach verliert das Licht, je tiefer es eindringt, desto mehr an Intensität; aber dies betrifft die einzelnen Elemente des weißen Lichtes in sehr verschiedenem Grade. Im Allgemeinen werden die am stärksten brechbaren Strahlen schon in den oberflächlichen Gewebeschichten fast vollständig absorbirt, während das rothe Licht am tiefsten in die Gewebe eindringt. Diese Veränderung des in die Tiefe des Gewebes gelangenden Lichtes wird vorzugsweise durch Farbstoffe, besonders durch das Chlorophyll herbeigeführt. Das durch eine Lösung von Chlorophyll gegangene Licht hat durch Absorption die blauen und violetten Strahlen verloren und enthält nur rothes, gelbes und grünes Licht; ein ähnliches Spectrum zeigt daher auch das durch grüne Blätter gegangene Licht. Wir werden diese Verhältnisse bei der Betrachtung der durch das Chlorophyll bewirkten Assimilation später genauer kennen lernen.

Auf die Lebensthätigkeiten der Pflanze ist das Licht vom allergrößten Einfluss. Obenan steht in dieser Beziehung die Einwirkung des Lichtes auf die chlorophyllhaltigen Zellen, insofern dadurch die Bildung organischer Verbindungen aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers bedingt wird. Das Licht ist daher eine Lebensbedingung für alle chlorophyllführenden Pflanzen, in dauernder Dunkelheit gehen diese aus Mangel an kohlenstoffhaltiger Nahrung zu Grunde. Nur die chlorophyllfreien Pflanzen, wie die Pilze, bedürfen des Lichtes nicht und wachsen auch in dauernder Dunkelheit. Unter den übrigen Lebensprocessen sind es gewisse Stoffbildungen, welche vom Lichte beeinflusst werden, besonders die Bildung des Chlorophylls, welche mit wenigen Ausnahmen im Dunkeln gänzlich unterbleibt. In auffallender Weise wird auch das Wachsen der Stengel und Blätter, weniger dasjenige der Wurzeln, Blüthen und Früchte durch das Licht beeinflusst, indem jene Organe im Finstern oder an sehr dunklen Orten durch einen abnormen Gang des Wachsthums ungewöhnliche Formen annehmen, welcher Zustand in Verbindung mit der bleichen Farbe, welche diese Theile in Folge des Unterbleibens der Chlorophyllbildung behalten, als E t i o l e m e n t bezeichnet wird. Auch der bilaterale Bau einiger Pflanzentheile wird durch das Licht, d. h. durch die jeweilige Lage zum Lichte, in welcher diese Theile bei ihrer Entwicklung sich befinden, bedingt. Ferner werden gewisse auf Wachsthumsvorgängen und Turgescenzänderungen beruhende Bewegungen durch das Licht hervorgerufen, besonders der Heliotropismus, durch welchen Stengel und Blätter bestimmte Richtungen gegen das Licht annehmen, sowie die mit dem Wechsel von Tag und Nacht eintretenden sogenannten periodischen Bewegungen. Von den sichtbaren Erscheinungen innerhalb der lebenden Zelle werden die Bewegungen des Protoplasmas, besonders diejenigen der Chlorophyllkörper vom Lichte beeinflusst. Auch werden manche freibewegliche Protoplasmagebilde, wie die Schwärmsporen, durch das Licht in ihren Bewegungsrichtungen influirt, sodass man berechtigt ist, bei diesen Pflanzen von einer Lichtempfindung zu reden. Bei fast allen diesen Lichtwirkungen lässt sich eine Abstufung der Energie mit

Abnahme der Lichtintensität constatiren, jedoch in einem je nach Pflanzenarten ungleichen Grade. Auch ist untersucht worden, wie die einzelnen farbigen Strahlen des weißen Sonnenlichtes an diesen Wirkungen betheiligt sind, und wir wissen, dass die verschiedenen Strahlengattungen ungleiche Wirkungskraft besitzen, doch keineswegs überall gleichsinnig, indem bei manchen Lebensprocessen, z. B. bei der Bildung des Chlorophylls und bei der Assimilation der Kohlensäure, die rothen, bei anderen, wie beim Wachsen, bei den Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde, bei den Bewegungen der Stengel und Blätter, umgekehrt die stark lichtbrechenden blauen und violetten Strahlen von größerer Wirkung sind.

Eine direct tödtliche Wirkung concentrirten Sonnenlichtes auf die Zelle ist von Pringsheim nachgewiesen worden. Die im Brennpunkte einer unterhalb des Objecttisches des Mikroskopes befindlichen Linse vereinigten Sonnenstrahlen, die vorher durch eine die Wärmestrahlen absorbirende Flüssigkeitsschicht gegangen sind, führen an lebenden Zellen zunächst Sistirung der Protoplasmabewegung, dann Entfärbung des Chlorophylls und anderer etwa vorhandener Farbstoffe und dann den Tod herbei, der unter den gewöhnlichen Symptomen sich anzeigt. Diese Wirkung tritt aber nur bei Gegenwart von Sauerstoff, nicht in indifferenten Gasen ein; es handelt sich also nicht um eine Tödtung durch Erhitzung, sondern um eine specifische Lichtwirkung, die offenbar in einer durch den Sauerstoff erzielten Zerstörung besteht. Von den verschiedenen Strahlengattungen sind die stärker brechbaren hierbei von stärkster Wirkung, die rothen bringen den Erfolg nicht oder erst nach längerer Zeit zu Stande. Zellen der verschiedenen Pflanzen sind auch in dieser Beziehung ungleich empfindlich.

Es mag bemerkt werden, dass man in der Physiologie, um ein monochromatisches Licht für die Versuche zu erzeugen, das Sonnenlicht gehen lässt durch eine Lösung von Kaliumbichromat, welches hauptsächlich nur rothe und gelbe, keine blauen und violetten Strahlen hindurchlässt, oder durch eine Lösung von Kupferoxydammoniak, durch welches die blauen und violetten, aber keine gelben und rothen Strahlen dringen. Oder man lässt das Sonnenlicht durch einen Spalt, hinter welchem ein Prisma sich befindet, in ein dunkles Zimmer treten und bringt die zu prüfenden Objecte in die betreffenden Zonen des entworfenen Sonnenspectrums.

Aus den ungleichen Lichtbedürfnissen, welche die hier kurz erwähnten Lebensprocesse bei den verschiedenen Pflanzen haben, erklären sich ohne Zweifel manche Erscheinungen in dem Vorkommen der Pflanzen in der Natur. Es ist dies besonders der Gegensatz der Schattenpflanzen zu den Lichtpflanzen. Eine Anzahl von Pflanzenarten wächst nur in schattigen Wäldern und Gebirgsschluchten und verschwindet mit der Lichtung des Waldes. Andere können als Halbschattenpflanzen bezeichnet werden, wie die den Forstleuten als Schlagpflanzen bekannten Arten, welche regelmäßig auf den Holzschlägen zur Entwickelung kommen; ganz besonders gilt dies von Digitalis purpurea, welche

im geschlossenen Bestande sich nicht zeigt, für welche aber schon eine mäßigere Lichtstellung zur Ansiedelung genügt. Die Lichtpflanzen dagegen, zu denen auch die meisten Culturpflanzen gehören, fliehen alle schattigen Standorte und entwickeln sich am günstigsten bei ungehinderter Einwirkung des Sonnenlichtes. Darum lassen sich auch die meisten Pflanzen in Zimmern, selbst wenn sie die nahrhafteste Erde bekommen, nicht zur normalen Entwickelung bringen. Zum Theil mögen allerdings bei den hier angedeuteten Abhängigkeiten der Pflanzen vom Standorte auch Feuchtigkeitsverhältnisse und Bodenbeschaffenheiten mit im Spiele sein. Etwas Aehnliches sehen wir auch in der Vertheilung der Meerespflanzen in den verschiedenen Tiefen; die größte Mehrzahl bewohnt die der Oberfläche näher liegenden Regionen und verschwindet allmählich und macht anderen Formen Platz, je mehr mit zunehmender Tiefe das Licht abnimmt.

Literatur. Sachs, Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien 1860. — Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1866. pag. 6. — Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879. XII. pag. 326 und Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 16. Juni 1881.

III. Die Elektricität.

§ 29. Dass die Pflanzen im Freien elektrischen Einwirkungen ausgesetzt sind, ist unzweifelhaft, da zwischen der Erde und der Luft elektrische Differenzen sich ausgleichen und die im Boden eingewurzelten Pflanzen mit ihren Blättern und Zweigen der Luft eine große Oberfläche darbieten, also die elektrischen Ströme leiten müssen. Dies beweisen auch die häufigen Blitzschläge in Bäume, deren mechanisch zerstörende Wirkungen uns indessen hier nicht weiter interessiren.

Die Untersuchungen über die Einwirkung elektrischer Erregungen auf die Lebensvorgänge in den Pflanzen haben noch wenig Resultate von physiologischem Werthe geliefert. Schwache constante Ströme oder Inductionsschläge bringen keine bemerkbaren Veränderungen hervor; bei stärkeren Einflüssen tritt Verlangsamung oder Sistirung der Protoplasmaströmung auf. Die beweglichen Organe der reizbaren Pflanzentheile reagiren auf schwächere Inductionsschläge in derselben Weise wie auf Erschütterung, durch stärkere Ströme werden sie unempfindlich. Bei noch weiterer Verstärkung der Ströme wird endlich das Protoplasma getödtet, wobei es ähnliche Veränderungen, wie bei der Tödtung durch Hitze oder durch andere tödtliche Einwirkungen zeigt. An wachsenden Pflanzentheilen, die sich in Wasser befinden, durch welches man einen elektrischen Strom von gewisser Stärke gehen lässt, wird das Wachsen in der Weise beeinflusst, dass Krümmungsbewegungen eintreten (Galvanotropismus), die wir unter den Bewegungserscheinungen behandeln.

Wenn Tschinkel, nachdem er die Pole einer elektrischen Batterie mit Metallstreifen an den beiden Enden eines Versuchsfeldes in Verbindung gesetzt, in dem Aufgehen der Samen und in der weiteren Entwickelung

der Pflanzen einen Vorsprung von 6—8 Tagen gegenüber einem benachbarten nicht elektrisirten Felde beobachtete, so könnte das, wie der Versuchsansteller selber schließt, mit der durch den elektrischen Strom bedingten rascheren Zersetzung von Dünger und Salzen und also mit der Zuführung einer größeren Menge von Nährstoffen, wohl auch mit der Bildung von Sauerstoff bei der Zersetzung des Wassers zusammenhängen und brauchte also nicht eine directe Wirkung der Elektricität auf die Pflanze zu sein. Uebrigens hat WOLLNY bei ähnlichen Versuchen keine derartigen Wirkungen constatiren können.

Literatur. VILLARI, POGGENDORF's Annalen. 1868. Bd. 133. pag. 425. — JÜRGENSEN, Studien des physiol. Instit. Breslau 1861. Heft I. pag. 38. — HEIDENHAIN, Daselbst 1863. Heft II. pag. 65. — BRÜCKE, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1862. Bd. 46. pag. 1. — MAX SCHULZE, Das Protoplasma der Rhizopoden. Leipzig 1863. pag. 44. — KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma. 1864. pag. 96. — COHN, in Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cult. 1861. Heft I. pag. 24. — KABSCH, Botan. Zeitg. 1851. — TSCHINKEL, Einwirkung der Elektricität auf das Pflanzenwachsthum, WOLLNY's Forschungen auf d. Geb. d. Agriculturphysik. V. 1882. pag. 485. — WOLLNY, Elektrische Culturversuche. Forschungen auf d. Geb. d. Agriculturphysik. 1888. pag. 88.

IV. Die Schwerkraft.

§ 30. Die Theile der Pflanze gehorchen natürlich wie alle Körper nach Maßgabe ihrer Masse der Gravitation. So kann es auch nicht Wunder nehmen, dass man öfters schwere Inhaltsbestandtheile der Zellen, wie Stärkemehlkörner, den Zellkern, Krystalle, beim Umwenden der Pflanzentheile jeweils in den unteren Theil der Zellräume sich senken gesehen hat. Eine besondere Beeinflussung von Lebensthätigkeiten durch die Schwerkraft aber liegt vor bei den geotropischen Bewegungen, wobei die Stärke des Wachsthums vieler Pflanzentheile durch die Gravitation in der Weise beeinflusst wird, dass dieselben durch Krümmungsbewegungen bestimmte Richtungen zum Horizonte gewinnen, ferner bei der ungleichen Wachsthumsgröße, welche die Seitenorgane, z. B. die Blätter, sowie das Cambium an schief oder horizontal gerichteten Pflanzentheilen zeigen (Hyponastie und Epinastie), endlich auch bei der Anlage seitlicher Organe, welche an einer gewissen Seite eines horizontal stehenden Pflanzentheils gefördert sein kann, wie z. B. die von Wurzeln an der Unterseite von Stengelorganen. In der Lehre von den Bewegungen, vom Wachsthum und von den Gestaltungsvorgängen der Pflanze wird darüber eingehender zu reden sein.

V. Das Wasser.

§ 31. Unter allen Stoffen der Außenwelt steht in dem Einflusse auf die Pflanze das Wasser oben an. Dasselbe ist für alle Pflanzen ohne Ausnahme eine der wichtigsten Lebensbedingungen: ohne Wasser kein Pflanzenleben. Denn jede in Lebensthätigkeit begriffene Pflanze enthält,

wie wir in der chemischen Physiologie genauer nachweisen werden. Wasser, welches ihr aus der Umgebung zugeführt worden ist. Wir wissen, dass das Wasser in den festen Theilen jeder Zelle, in Membran, Protoplasma, Chlorophyllscheiben, Stärkekörnern etc. zwischen den Molekülen derselben durch Imbibition festgehalten wird, sowie dass es als Flüssigkeit den Saftraum im Inneren der Zelle erfüllt. Die wichtigsten Lebensvorgänge sind ohne Gegenwart von Wasser in den Zellen unmöglich. Die Aufsaugung der Nährstoffe aus dem Boden kann nur erfolgen, indem dieselben im wasserlöslichen Zustande die Membranen und das Protoplasma der Wurzelepidermiszellen durchdringen. Alle Wanderung von Stoffen von Zelle zu Zelle geht durch den Process der Diosmose vor sich, welcher das Vorhandensein der betreffenden Stoffe in wässeriger Lösung voraussetzt. Auch in den Gefäßen und Tracheïden des Holzes wird Wasser in flüssiger Form aufwärts geleitet. Viele andere wichtige Lebensprocesse in der Zelle sind an die Gegenwart von Wasser gebunden: das Wachsen der Zelle und somit auch dasjenige der ganzen Pflanze ist nur möglich, wenn die Zellmembran und das Protoplasma von Wasser imbibirt sind: der Turgor der Zelle beruht auf der Anwesenheit genügender Mengen von Wasser: alle Bewegungen von Pflanzentheilen, insofern sie von dem Wachsen oder vom Turgor hervorgebracht werden, sind daher durch das Wasser bedingt; die meisten stofflichen Bildungen in den Pflanzenzellen vollziehen sich nur im wasserhaltigen Zustande derselben, weil die meisten der hier spielenden chemischen Processe der Betheiligung des Wassers bedürfen.

Für die Wasserpflanzen ist das Wasser das natürliche Element, in welchem sie allein zu leben vermögen, und es giebt nur wenige Pflanzen, die sogenannten amphibischen, welche außer im Wasser auch auf dem Lande leben können, die dann aber in ihrer Organisation wichtige Veränderungen annehmen, welche ihnen den Aufenthalt an der Luft möglich machen und die wir bei der speciellen Betrachtung der Gestaltungsvorgänge näher kennen lernen werden. Aber auch die auf dem Lande wachsenden sogenannten Landpflanzen erfordern Feuchtigkeit wenigstens im Boden: in vollkommen dürrem Erdboden unterbleibt alle Keimung von Samen und Sporen und jegliches Wachsthum der Pflanzentheile, wie nach dem oben Gesagten begreiflich erscheint. Die meisten Landpflanzen bedürfen sehr großer Wassermengen, die sie sich aus dem Erdboden heranholen müssen, besonders auch deshalb, weil ihre an der Luft befindlichen Organe, vorzüglich die Blätter, fortdauernd viel Wasserdampf an die Luft abgeben. Diese Transpiration, je nach Pflanzenarten ungleich lebhaft, ist aber auch wieder in ihrer Stärke von dem Feuchtigkeitsgrad der Luft abhängig, in mit Wasserdampf gesättigter Luft nahezu gleich Null, steigert sie sich immer mehr, je trockener dieselbe ist. Wenn daher der Erdboden nur wenig Feuchtigkeit enthält, so kann der Transpirationsverlust größer werden als die Aufsaugung von Wasser durch die Wurzeln, und wenn dieses Missverhältniss längere Zeit andauert, die Pflanze immer ärmer an Wasser

werden, was sich durch Welkwerden und durch allmähliches Vertrocknen der Blätter anzeigt und endlich den Tod der Pflanze verursachen kann.

Eine Aenderung von Lebensthätigkeiten, bedingt durch Aenderungen des Feuchtigkeitsgrades der Luft und des Erdbodens, liegt besonders hinsichtlich des Wachsens vor, indem im Allgemeinen größere Trockenheit eine Abnahme der definitiven Größe, welche die Pflanzentheile erreichen, zur Folge hat, wie in der Lehre vom Wachsthum gezeigt werden wird. Auch die Krümmungsbewegungen, welche Wurzeln gegen einen feuchten Körper hin machen (Hydrotropismus), würden hier zu nennen sein. Auch giebt es hygroskopische Bewegungen, welche nur durch die stärkere oder schwächere Quellung gewisser Gewebe in Folge wechselnden Wassergehaltes bedingt sind. In hohem Grade wirkt die im Erdboden der Pflanze gebotene Wassermenge auf ihre Production, also auf die Höhe der Ernten. Dies hängt zusammen sowohl mit der soeben angedeuteten Beeinflussung des Wachsthumsprocesses, als auch mit der directen Zufuhr von Nahrung, insofern als Wasser nicht nur selbst ein Nahrungsmittel ist, sondern auch die wichtigsten Nährstoffe aus dem Boden im gelösten Zustande in die Pflanze einführt. Relative Trockenheit des Bodens verkürzt auch die Vegetationsdauer, so dass Pflanzen in trockenem Boden schneller zur Samenreife gelangen, als in feuchterem Boden.

Bei niederen Kryptogamen sind Fälle bekannt, wo durch Austrocknung die Pflanze in einen ruhenden Dauerzustand übergeht. So bei den Plasmodien der Myxomyceten, welche dadurch in trockene Sclerotien sich verwandeln; auch bei anderen Pilzen und bei Algen dürfte durch Trockenheit die Bildung von Dauersporen befördert werden. Selbst bei höheren Gewächsen, besonders bei Holzpflanzen wird durch Trockenhalten im Sommer der Eintritt in die Winterruhe beschleunigt.

Die tödtliche Einwirkung des Austrocknens ist je nach Pflanzenarten und Pflanzentheilen an einen sehr verschiedenen Wassergehalt gebunden. Im Allgemeinen vertragen saftreiche Zellen keinen irgend erheblichen Wasserverlust und werden oft schon durch bloßes Welken und durch die mittelst Plasmolyse in concentrirteren Lösungen eintretende Wasserentziehung getödtet. Doch sehen wir besonders bei solchen Pflanzen und Pflanzentheilen eine größere Widerstandsfähigkeit gegen Wasserentziehung, welche im natürlichen Verlaufe der Dinge zeitweilig ein Austrocknen durchzumachen haben. Dahin gehören die Flechten und die meisten Moose, welche, an sonnigen Felsen und Mauern oder im dürren Sande wachsend, völlig austrocknen und dennoch beim Zutritt von Feuchtigkeit wieder weiterleben können. Auch die Gewebe der Knospen und der Rinde der Bäume sind im Winter äußerst saftarm, welchem Zustande sie, wie wir oben gesehen haben, ihre größere Widerstandsfähigkeit gegen Kälte verdanken. Zu den in völlig trocknem Zustande lebensfähig bleibenden Pflanzentheilen gehören bekanntlich die reifen Samen und Sporen; und auch diese sind im trockenen Zustande zur Ertragung hoher Hitze- und Kältegrade befähigt. Ja selbst ein vollkommenes Austrocknen über

Schwefelsäure tödtet die Samen nicht. Doch machen die Samen der Wasserpflanzen, sowie diejenigen der Weide eine Ausnahme, indem diese das Austrocknen überhaupt nicht vertragen. Doch kommt nur den ruhenden Samen diese Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknen zu; einmal angekeimte Samen, deren Keimling schon im Wachsen begriffen ist, werden durch starken Wasserverlust beschädigt.

VI. Der Sauerstoff.

§ 32. Als das die Athmung unterhaltende Gas ist der Sauerstoff, sei es als Gemengtheil der Luft, sei es im absorbirten Zustande im Wasser, eine allgemeine Lebensbedingung der Pflanzen. In völlig sauerstofffreiem Raume gehen im Allgemeinen die Pflanzen zu Grunde. Allerdings findet namentlich bei manchen Pilzen, auch bei Ausschluss von Sauerstoff, Wachsen und Lebensthätigkeit statt, aber hier tritt an Stelle der gewöhnlichen Sauerstoffrespiration die sogenannte intramoleculare Athmung, wobei ebenfalls Kohlensäure, das gewöhnliche Athmungsproduct, ausgehaucht wird; aber diese Kohlensäure ist hier ein directes Abspaltungsproduct organischer Verbindungen der Pflanze, wobei gewöhnlich noch andere Producte, besonders Alkohol u. dergl. auftreten. Es findet in solchem Falle eine sogenannte Gährung statt, und wir wissen durch Pasteur und Nägeli, dass die betreffenden Spross- und Spaltpilze ihre Fähigkeit ohne freien Sauerstoff zu leben nur dadurch gewinnen, dass sie Gährung erregen; ohne Gährung muss ihnen freier Sauerstoff zugeführt werden, wenn sie wachsen sollen. Und die Annahme Pasteur's, dass es gewisse Spaltpilze gebe, die nur bei Sauerstoffmangel die Bedingung ihrer Existenz finden, und die er darum Anärobien nannte, ist nicht berechtigt. In der Lehre von der Athmung werden wir diese Verhältnisse näher kennen lernen. Jedenfalls wird durch die Athmung, sei es die gewöhnliche oder die intramoleculare, die zum Leben nöthige Betriebskraft in der Pflanze gewonnen. Darum sehen wir bei Sauerstoffmangel wichtige Lebenserscheinungen der Pflanze gestört werden: die Keimung der Samen und Sporen, das Wachsen, die verschiedenen bekannten Bewegungserscheinungen der Pflanzentheile, die Aufsaugung des Wassers durch die Wurzeln, die Bewegungen des Protoplasmas in der Zelle. Lässt man der Zelle nach nicht zu langer Zeit wieder Sauerstoff zuströmen, so beginnen die sistirten Lebenserscheinungen von Neuem; die Zelle ist also in irrespirablen Gasen zunächst in einen Zustand gekommen, den man Asphyxie nennt. Nach Pringsheim befindet sich die chlorophyllhaltige Zelle dabei auch in einem Zustande der Ernährungsohnmacht oder Inanition, denn sie vermag dann auch trotz Chlorophyll und trotz Lichtzutritt nicht zu assimiliren, worüber Näheres in der Ernährungslehre mitzutheilen ist. Der Athmungsprocess selbst ist abhängig von der vorhandenen Sauerstoffmenge. Auch der herrschende Luftdruck hat darauf Einfluss, indem bei Steigerung desselben bis zu 5 und 10 Atmosphären Keimung, Athmung und andere Lebensthätigkeiten immer mehr

verlangsamt werden, wobei jedoch nur die partiäre Pressung des Sauerstoffes die Ursache ist, indem diese Erscheinungen in sauerstoffreicheren Gasgemengen schon bei geringerem Drucke sich einstellen.

VII. Einfluss anderer chemischer Beschaffenheiten des Mediums.

§ 33. Außer dem Wasser und dem Sauerstoff sind auch noch andere Stoffe nach den Mengenverhältnissen, in denen sie vorhanden, von Einfluss auf die Pflanzen.

Wenn der Gehalt der Luft an Kohlensäure ein sehr großer wird, so treten krankhafte Erscheinungen der Pflanzen ein. Eine Steigerung desselben bis auf mehrere Procent kann jedoch eine stärkere Assimilation der Kohlensäure in der Pflanze als bei dem gewöhnlichen geringen Kohlensäuregehalte der Luft hervorrufen, während bei noch weiterer Steigerung auch diese Function gehemmt wird.

Dass unter den Bestandtheilen des Erdbodens wie überhaupt jeglichen Substrates, auf oder in welchem Pflanzen leben, die Nährstoffe eine ausschlaggebende Bedeutung haben, ist selbstverständlich und wird in der Ernährungslehre besprochen werden. Nur mag hier erwähnt sein, dass die Concentrationsverhältnisse von Lösungen, welche den Pflanzen dargeboten werden, auch auf verschiedene andere Lebensprocesse einen verändernden Einfluss ausüben. Wir werden beim Wachsen eine Abhängigkeit der Wachsthumsgröße der Pflanze von der Concentration der Nährlösung, welche ihren Wurzeln dargeboten ist, kennen lernen; ebenso wird die Größe der Transpiration durch diesen Factor beeinflusst.

Bei manchen Reizbewegungen ist die chemische Beschaffenheit des mit dem Pflanzentheile in Berührung kommenden Körpers entscheidend, wie wir bei den Bewegungen durch chemische Reize kennen lernen werden.

Bei frei im Wasser beweglichen protoplasmatischen Gebilden, besonders bei den Spermatozoiden, wird die Richtung der Bewegung durch bestimmte chemische Verbindungen bestimmt, welche anziehend auf diese Gebilde wirken (chemotaktische Bewegungen).

Die schädlichen Einwirkungen giftiger Substanzen auf die Pflanze sind Gegenstand der Pathologie und bleiben hier ausgeschlossen.

VIII. Contactwirkung fester Körper.

§ 34. Die Berührung eines fremden festen Körpers wirkt in einigen Fällen als ein Reiz auf die Pflanze, durch den sie zu neuen oder veränderten Thätigkeiten veranlasst wird. Es gehören hierher die windenden Bewegungen der Ranken um einen sie berührenden fremden Körper, sowie die Erzeugung besonderer Haftorgane, welche manche Pflanzen im Contact mit fremden Körpern entwickeln, wie z. B. die sogenannten Haustorien, welche parasitische Pflanzen in jeweils verschiedenen Formen bilden, um sich ihren Nährpflanzen anzulegen und in sie einzudringen, ferner die Haftballen an den Ranken von Ampelopsis, sowie auch die

Erweiterungen und Umwachsungen, welche die Wurzelhaare an Stellen bilden, wo sie mit festen Bodentheilchen in Berührung kommen.

IX. Einfluss anderer Lebewesen; Symbiose.

§ 35. Anderen Pflanzen und Thieren gegenüber befinden sich die Pflanzen vielfach in einem Verhältniss der Abhängigkeit, durch das sie in mannigfaltiger Weise beeinflusst werden. Die darin zum Ausdruck kommenden gegenseitigen Beziehungen sind aber sehr ungleichartige und es ist auch nicht leicht, scharf abgegrenzte Kategorien zu unterscheiden. Wir können sämmtliche Erscheinungen, wo irgendwie ein Zusammenleben oder ein planmäßiges Ineinandergreifen der Lebensthätigkeiten ungleichnamiger Organismen zu beobachten ist, wie ich es zuerst gethan habe, als Symbiotismus oder Symbiose, die betheiligten Wesen als Symbionten bezeichnen. Im Allgemeinen lassen sich nun zwei ihrem Charakter nach principiell verschiedene Hauptarten von Symbiose annehmen, welche wir mit de Bary die antagonistische und die mutualistische nennen; man kann sie kurz so charakterisiren, dass bei der ersteren eine gegenseitige oder auch nur eine einseitige Bekämpfung, bei dieser eine gegenseitige Förderung der Symbionten stattfindet. Es ist jedoch nicht überall leicht, eine scharfe Grenze zwischen beiden Verhältnissen zu ziehen, um so mehr als uns der wahre Charakter der einzelnen symbiotischen Verhältnisse noch nicht überall genau bekannt ist. Es wird am besten sein, die wichtigsten Formen der Symbiose im Einzelnen kennen zu lernen. Jedenfalls können wir aber nach meinen neueren Untersuchungen sagen, dass besonders die mutualistische Symbiose in der Pflanzenwelt von der allergrößten Bedeutung und bis in die jüngste Zeit ganz unterschätzt worden ist, indem die Lehre von der Pflanzenernährung dadurch in ganz neue Bahnen gelenkt wurde.

I. Die antagonistische Symbiose ist gleichbedeutend mit dem, was man Schmarotzerleben oder Parasitismus nennt. Die beiden Symbionten sind hier von entgegengesetztem Charakter: der eine Organismus, er wird der Schmarotzer oder Parasit genannt, wächst auf oder in dem Körper eines anderen, der im Verhältniss zu jenem der Wirth heißt; er nimmt seine gesammte Nahrung oder einen großen Theil derselben aus dem letzteren. Dadurch aber beschädigt er mehr oder weniger seinen Wirth, und umgekehrt reagirt bisweilen der letztere dagegen in einer Weise, durch welche der schädliche Einfluss überwunden werden soll. Es besteht also ein antagonistisches Verhältniss, bei welchem in der Regel der Parasit der stärkere Theil ist; er entwickelt sich in seiner eigenartigen Weise kräftig und normal, während der Wirth mehr oder weniger leidet, krankhaft verändert oder selbst ganz vernichtet wird. Beispiele von Schmarotzerpflanzen bieten in großer Anzahl die Pilze; es giebt theils pflanzen- theils thierbewohnende Schmarotzerpilze. Auch unter den Phanerogamen kommen Parasiten vor; die

Familien Cuscutaceen, Orobanchaceen, Balanophoraceen, Rafflesiaceen, Loranthaceen, Santalaceen und Rhinanthaceen bestehen gänzlich aus Schmarotzerpflanzen, welche auf anderen Gewächsen sich entwickeln. Näheres über den Parasitismus wird in der Lehre von der Ernährung mitgetheilt werden. Hier soll nur kurz auf das Abhängigkeitsverhältniss zwischen Wirth und Schmarotzer hingewiesen werden. Es ist unverkennbar, dass die eigenartige Lebensweise des Parasiten auf seine ganze Organisation zurückwirkt, was besonders deutlich an den phanerogamen Schmarotzerpflanzen hervortritt: da sie ihre Nahrung aus anderen Pflanzen aufsaugen, bedürfen sie selbst der chlorophyllhaltigen Blätter nicht; diese fehlen ihnen daher, und eine weitere Folge ist ihre verminderte Transpiration und die damit zusammenhängende Unterdrückung der Holzbildung; die in Rede stehenden Pflanzen sind daher massive, parenchymreiche, flächenarme und nicht grüne Gewebemassen, wodurch ihnen ein ganz fremdartiger Habitus aufgedrückt wird. Andererseits erleidet auch der Wirth eine bestimmte Beeinflussung durch den Parasiten. Es giebt kaum eine Familie im Pflanzenreiche, von den Pilzen angefangen, deren Angehörige nicht gelegentlich von Parasiten befallen würden. Die auffallendsten Wirkungen auf die Wirthspflanze bringen gerade die kleinsten parasitären Organismen, zahlreiche mikroskopisch kleine Schmarotzerpilze und parasitische niedere Thiere aus der Classe der Nematoden, der Milben und der Insecten hervor. Allein diese Wirkungen sind qualitativ je nach Parasitenspecies ungleich. Voran stehen die zahlreichen Fälle, wo der pathologische Charakter, der zerstörende Einfluss klar ausgesprochen ist. Die meisten Schmarotzerpilze unter den Peronosporeen, Ustilagineen, Uredineen, Basidiomyceten und Ascomyceten, tödten und zerstören die von ihnen befallenen Gewebe direct. In anderen Fällen dagegen übt der Parasit auf den Wirth einen Reiz aus, der ihn zu erhöhter und veränderter Wachsthums- und Bildungsthätigkeit veranlasst, die freilich einen abnormen Charakter trägt. So wird die gemeine Wolfsmilch in Folge des Eindringens des parasitischen Pilzes Aecidium Euphorbiae in der Gestaltung ihrer Sommertriebe völlig verändert, indem dieselbe kurze ovale Blätter bekommen und blüthenlos bleiben. Eine andere Uredinee, das Aecidium elatinum dringt in die Zweigknospen der Tanne ein und verursacht hier die sogenannten Hexenbesen: der vom Pilze durchwucherte Zweig, anstatt sich wagerecht zu stellen und zweiseitwendige, immergrüne Nadeln und Aeste zu bilden, erhebt sich aufrecht, verästelt sich quirlig, wirft seine kurzen allseitig abstehenden Blätter alljährlich ab und erneuert sie im nächsten Frühlinge, so dass er dem alten Aste aufsitzt als ein kleines, nicht immergrünes Tannenbäumchen, das Jahre alt werden kann. Häufiger ist es irgend ein einzelnes Organ oder eine local beschränkte Partie eines solchen, welche von dem Parasiten bewohnt und zu erhöhter Stoffproduction und Volumenvergrößerung veranlasst wird. Solche Hypertrophien haben wir in den verschiedenen Geschwulstbildungen vor uns, welche besonders von Peronosporeen, manchen Ustilagineen und Uredineen, sowie von

parasitischen Nematoden und vielen anderen Thieren bald an Wurzeln, bald an Stengeln oder Blättern und Blüthentheilen der verschiedensten Pflanzen hervorgebracht werden. Dazu müssen auch die Gallenbildungen gerechnet werden, welche von parasitischen Thieren herrühren und in ihren vollkommensten Formen als völlige Neubildungen erscheinen, indem aus dem Pflanzentheile Körper von ganz besonderer, scharf umschriebenen Form hervorwachsen. Man hat generell für alle hierher gehörigen Bildungen die Bezeichnung Galle, Cecidium eingeführt und unterscheidet, je nachdem die Urheber Thiere oder Pilze sind, Zoocecidien und Mycocecidien. Die Gallen sind nun aber schon nicht mehr eine rein antagonistische Symbiose, sondern stellen bereits den Uebergang zur mutualistischen dar, wenigstens sind sie eine einseitig mutualistische. Denn es kann nicht verkannt werden, dass die Cecidien, in welchen die Parasiten leben, für die letzteren vortheilhaft eingerichtete Gebilde sind. Schon die auf mächtigen Gewebewucherungen beruhenden Geschwülste, welche von gewissen Peronosporeen, Ustilagineen und Uredineen veranlasst werden, und in denen die Pflanze überdies große Mengen von plastischem Material, besonders von Stärkemehl u. dergl. anhäuft, bieten augenscheinlich dem Parasiten nicht nur Spielraum für seine Ausbreitung, sondern auch reichen Vorrath von Nahrungsstoffen. In noch viel überraschenderer Weise sind die von thierischen Parasiten, besonders von Gallmilben, Pflanzenläusen, Gallfliegen und Gallwespen erzeugten vollkommeneren Gallen für alle Bedürfnisse des Parasiten berechnete zweckmäßige Einrichtungen. Wer die Morphologie und die Anatomie dieser Gallen studirt, bezüglich derer hier auf die Werke über Pflanzenpathologie zu verweisen ist, der überzeugt sich, dass durch Gestalt und Bau dieser Gebilde für den Schutz, die Ernährung, eventuell auch für die Ueberwinterung und schließlich für die Sicherheit des Auskriechens der Thiere in kaum minder zweckmäßiger Weise von der Pflanze gesorgt ist, als wie sie es in der Sorge für ihre eigenen Nachkommen, d. h. für ihre Frucht- und Samenentwickelung zu thun pflegt, und dies also in anscheinend uneigennützigster Weise. Aber doch vielleicht nur scheinbar uneigennützig; denn im Allgemeinen sehen wir, dass die Blätter, welche Gallen tragen, gesund und am Leben bleiben. Die Symbiose ist also hier thatsächlich für keinen der beiden Theile verderblich; der schädliche Einfluss des Parasitismus für den Wirth erscheint hier paralysirt durch die Gallenbildung, auf welche der Parasit unter Gewährung seiner Bedürfnisse dergestalt fixirt wird, dass das Organ selbst vor dem schädlichen Einflusse bewahrt bleibt. Es ist somit hier bereits eine Symbiose vorhanden, wo die Symbionten nicht mehr in einem antagonistischen, sondern in einem verträglichen Verhältnisse zu einander stehen, und wo jedenfalls der eine als wirklicher activer Wohlthäter des anderen erscheint.

II. Die mutualistische Symbiose. In der organischen Natur besteht in großer Verbreitung das Verhältniss, dass zwei ungleichnamige Wesen zu gemeinsamer Thätigkeit, zu gegenseitiger Hülfeleistung sich

verbinden. Vielfach sind die hieraus entspringenden Beziehungen zwischen den beiden Symbionten innerlich nothwendige, welche die Existenz beider Wesen bedingen, so dass die Symbiose derselben zu einem constanten Verhältniss geworden ist: man trifft in der Natur beide Wesen miteinander oder wenigstens das eine von beiden beständig mit dem anderen in Lebensgemeinschaft an. Die bisherige Naturgeschichte betrachtete die organisirten Naturkörper als einheitliche individuelle Wesen, die in diesem Sinne auch ihre naturhistorischen Namen erhielten. Diese Anschauung muss jetzt insofern modificirt werden, als viele Lebewesen in Wahrheit eine Genossenschaft zweier ursprünglich disparater Organismen, Doppelwesen darstellen, die äußerlich oft wie ein einheitlicher Organismus erscheinen. Doch stellt sich auch hier das Verhältniss im concreten Falle wieder in verschiedenen Formen dar. Es sind hier zunächst zwei Kategorien zu unterscheiden, die ich als disjuncte und als conjuncte Symbiose bezeichnen will.

Die erstere Benennung soll ausdrücken, dass die beiden in Wechselwirkung mit einander tretenden Lebewesen zu keiner Zeit körperlich verwachsen sind, sondern getrennt von einander existiren und nur zu einer gewissen Zeit wegen bestimmter beiderseitiger Bedürfnisse einander begegnen. Es handelt sich hier um die von CONRAD SPRENGEL 1794 entdeckten wechselseitigen Beziehungen der Blumen zu den Insecten. Wie dieser Beobachter schon damals nachwies und seitdem allgemein bestätigt worden ist, sind alle schöngeformten und gefärbten Blüthen in ihren gesammten Gestaltungsverhältnissen und Einrichtungen darauf berechnet, durch Insecten von bestimmter Form und Größe des Nectars wegen, den die Blüthe als Anlockungsmittel für diese Thiere ausscheidet, besucht zu werden, wobei die letzteren willenlos den Blüthenstaub aus den Antheren auf die Narben anderer Blüthen derselben Art übertragen. Da nur durch diese kreuzweise Befruchtung die Samenbildung eine vollkommene ist, so hängt also die Fortpflanzung dieser Gewächse von dem Insectenbesuche ab, während andererseits die Existenz der betreffenden Insecten, indem sie von den Blüthen Honig geliefert bekommen, durch diese Pflanzen bedingt ist. Das Nähere über diese merkwürdigen Einrichtungen der Blüthen ist in der Morphologie zu finden.

Unter conjuncter Symbiose sollen alle diejenigen Fälle verstanden werden, wo die beiden Symbionten auch körperlich in die innigste Beziehung treten, wo sie beide organisch mit einander verwachsen sind, gleichsam einen Leib zusammen darstellen. Man kann hier in der Regel nur mikroskopisch die Elementarorgane beider Wesen unterscheiden, da sie sich in der innigsten Verbindung mit einander befinden, wie es sonst mit den verschiedenen Zellen eines einheitlichen Pflanzengewebes der Fall zu sein pflegt. Aber die Beschaffenheit der heterogenen Zellen zeigt Verschiedenheiten, die auf eine verschiedene physiologische Thätigkeit derselben hindeuten, und so erweisen sich hier die beiden Symbionten wie verschiedene Organe eines einheitlichen Wesens.

welche in harmonischer Arbeit den Bedürfnissen des Ganzen dienen. Hierher gehört:

A. Die Flechten-Symbiose. Als Flechten bezeichnete die Naturgeschichte bis in die neuere Zeit eine besondere Klasse kryptogamer Pflanzen, welche zwischen den Pilzen und den Algen ihre Stelle erhielt, indem sie mit jenen durch hyphenartige Elementarorgane, mit diesen durch das gleichzeitige Vorhandensein chlorophyllhaltiger Zellen, der sogenannten Gonidien, übereinstimmen. Es ist hauptsächlich durch Schwendener gezeigt worden, dass die Gonidien und die Hyphen der Flechten heterogenen Ursprunges sind, und zwar, dass die ersteren specifische Algenformen darstellen, mit denen sie auch morphologisch übereinstimmen. Die Flechten sind also eigentlich Pilze, wie ja schon ihr Besitz von Hyphen und von Fructificationsorganen zeigt, welche von den Hyphen abstammen und denjenigen bestimmter Pilzklassen, nämlich der Discomyceten und der Pyrenomyceten, in allen wesentlichen Punkten gleichen. Die erwiesene Möglichkeit, die Gonidien aus dem Flechtenthallus zu isoliren und zu selbständiger Vegetation als reine typische Algen zu bringen, beweist, dass diese Theorie thatsächlich begründet ist. Die biologische Bedeutung dieser Symbiose zwischen einem Pilz und einer Alge ergiebt sich aus der Structur des Flechtenthallus und aus den bekannten Fähigkeiten der beiden hier verbundenen Elemente: Der Pilz nimmt die fremden Algenzellen in seinen Körper auf und sorgt, indem er mit seinen Hyphen in das Substrat eindringt und dort die anorganischen Nährstoffe erwirbt, nicht nur für seine, sondern auch für seines Genossen Ernährung, der auch wirklich in dem Thallus des Flechtenpilzes sich kräftig vermehrt. Die Alge aber assimilirt vermöge ihres Chlorophyllgehaltes Kohlensäure der Luft und erzeugt daraus organische Verbindungen, welche nun nicht bloß ihr, sondern zum größten Theile dem Pilze zu Gute kommen; die Anwesenheit dieser Algen im Flechtenthallus ist der Grund, warum die Flechten auf anorganischer Unterlage, wie auf Steinen, humuslosem Sand u. dergl. zu wachsen im Stande sind, was dem Pilze ohne seinen Symbionten unmöglich sein würde, da er selbst des Chlorophylls entbehrt. Das Nähere über die Natur der Flechten ist in der Morphologie der Thallophyten zu finden.

B. Die Mykorhizen. Unter den Phanerogamen besteht in weiter Verbreitung eine constante Symbiose der Wurzeln mit Pilzen. Ich habe gezeigt, dass bei unseren wichtigsten Waldbäumen, nämlich bei den Angehörigen der Cupuliferen, Betulaceen und Coniferen, regelmäßig sämmtliche Saugwurzeln mit einem Pilzgewebe umkleidet sind, welches in fester organischer Verwachsung mit diesen Würzelchen so verbunden ist und gemeinschaftlich weiter wächst, dass Pilz und Wurzel ein einziges gemeinsam arbeitendes Organ darstellen, welches ich Pilzwurzel, Mykorhiza, genannt habe. Ich habe nachgewiesen, dass die Mykorhizen eine beständige Erscheinung an allen Bäumen unserer Wälder sind, soweit sie zu den genannten Familien gehören, und dass auch in allen Ländern und Erdtheilen, wo nach dieser Symbiose gesucht worden ist,

sie sich regelmäßig gefunden hat, sowie dass auf jedem Naturboden schon in den ersten Lebensjahren des Baumes die betreffenden Pilzmycelien auf die Wurzeln desselben gelangen, und dass der Baum auch während seines ganzen Lebens, soweit auch sein Wurzelsystem sich vergrößern mag, mit allen seinen Saugwurzeln in dieser Symbiose sich befindet. Ich habe dann auch noch bei anderen Pflanzen Mykorhizen als constante Erscheinung entdeckt. Und manche anderen früher schon bekannten Gebilde lassen sich, wie das Folgende zeigen wird, biologisch ebenfalls zu den Mykorhizen rechnen. Die Pilze, die in allen diesen Fällen mit der Wurzel in Symbiose leben, sind, wenn auch in verschiedenartigem Sinne, bei der Ernährungsarbeit der Wurzel betheiligt. Ich habe nun die Mykorhizen in zwei Kategorien unterschieden, je nachdem der ernährende Pilz auf der Oberfläche des Körpers oder im Innern der Zellen der peripherischen Wurzelgewebe seinen Sitz hat; jene habe ich ectotrophische, diese endotrophische Mykorhizen genannt. Beide haben jedenfalls auch verschiedenen biologischen Charakter.

1. Die ectotrophische Mykorhiza. Die Beschaffenheit der Mykorhiza der oben genannten Bäume wird mit Hülfe unserer Fig. 163, S. 261 verständlich werden. Ein aus innig verflochtenen Hyphen bestehender Pilzmantel zieht sich lückenlos über die ganze Saugwurzel und auch über deren Vegetationspunkt hin. Die Pilzfäden bilden in ein- oder mehrfacher Lage ein Pseudoparenchym, welches mit den ziemlich großen Wurzelepidermiszellen organisch fest vereinigt ist, indem es nicht bloß den Außenwänden derselben aufgewachsen ist, sondern auch zwischen die Seitenwände derselben in dünner Lage eindringend diese Zellen umklammert, wohl auch in gleicher Weise zwischen die subepidermalen Zellen eingreift. Da der Pilzmantel auch über den Vegetationspunkt der Wurzel sich erstreckt, so muss er mit der letzteren im Längenwachsthume gleichen Schritt halten. Er besitzt denn auch gleich dieser einen terminalen Vegetationspunkt, d. h. er zeigt sich hier deutlich aus engeren, jungen, also wachsthums- und vermehrungsfähigen Hyphen zusammengesetzt. Die Wurzelspitze, da sie hier in anderer Weise bedeckt ist, besitzt auch nur eine schwach entwickelte Wurzelhaube. Die auffallendste Eigenthümlichkeit der Mykorhizen ist aber das absolute Fehlen der Wurzelhaare, die sonst als die hauptsächlichen Aufnahmeorgane der Nahrung an den Saugwurzeln der Landpflanzen sich finden. Da die Wurzelepidermis von dem Pilzmantel ganz bedeckt ist, so liegt darin schon ein mechanisches Hinderniss für die Bildung von Wurzelhaaren, und da nun also der Pilzmantel die oberflächliche Schicht der Mykorhiza darstellt, so kann auch er allein nur die in die Mykorhiza eindringende Nahrung für den Baum aus dem Boden aufnehmen, oder mit anderen Worten der Baum empfängt Wasser und Nährstoffe aus dem Boden nur durch Vermittelung des Mykorhizapilzes. Die äußere Oberfläche des Pilzmantels zeigt auch eine hiermit zusammenhängende wichtige Beschaffenheit. Zwar erscheint sie manchmal ziemlich glatt; doch in den meisten Fällen geht von dem Pilzmantel nach außen hin eine Menge

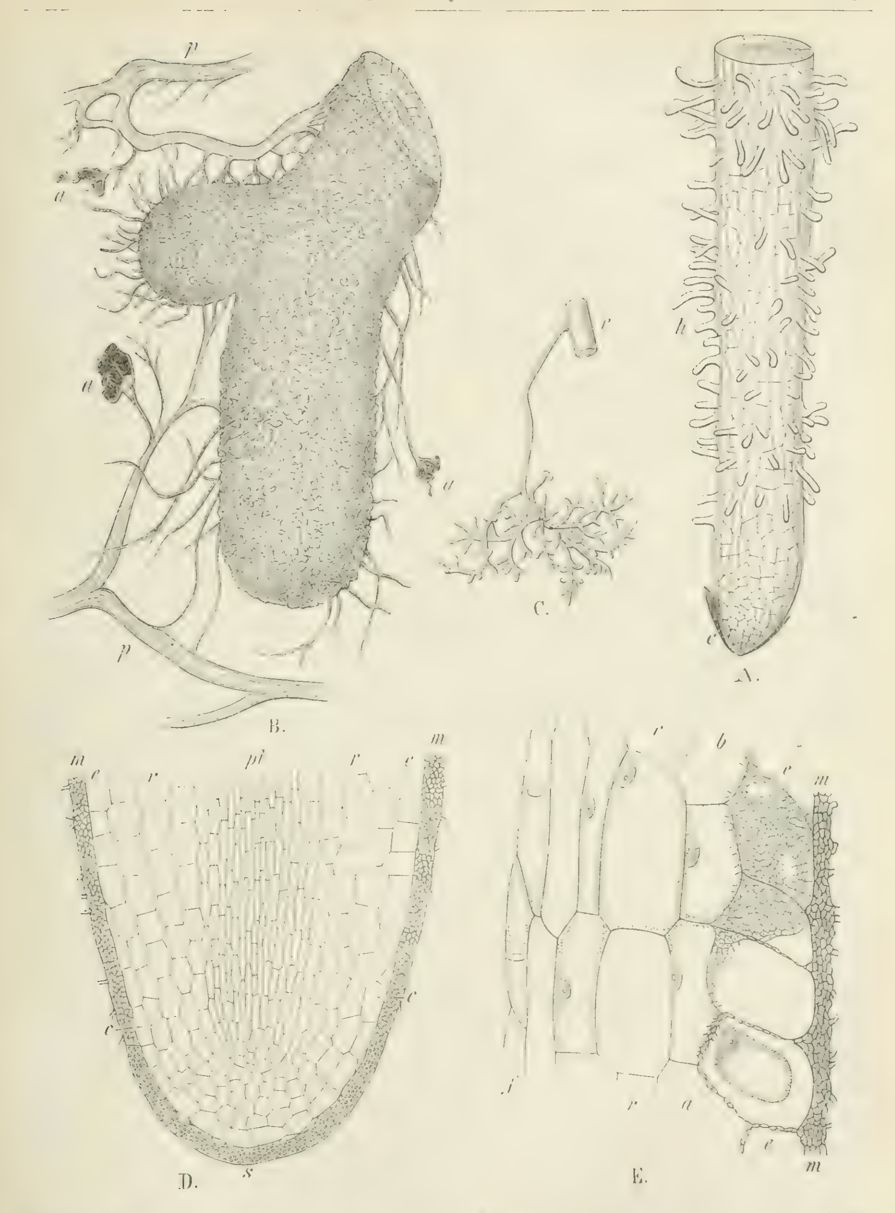


Fig. 163. **Mykorhizen der Cupuliferen.** *A* eine Wurzel von Fagus sylvatica in einem durch Sterilisiren pilzfrei gemachten Waldhumus gewachsen, unverpilzt, mit Wurzelhaaren *h*; *c* Wurzelspitze mit Haube. *B* eine ebensolche Wurzel, in demselben, aber nicht sterilisirten Humus erwachsen, als Mykorhiza, von welcher eine Menge Pilzfäden und Pilzfadenstränge *p* in den Humus eindringen und wie z. B. bei *a* mit Theilchen desselben verwachsen. *C* eine Seitenwurzel von Carpinus Betulus mit einem Büschel von Mykorhizen in natürlicher Größe. *D* Längsschnitt durch die Spitze einer Mykorhiza von Carpinus Betulus, *m* der Pilzmantel, der an seiner Spitze *s* aus den jüngsten Zellen besteht, darunter von *c* bis *c* der Wurzelscheitel mit schwacher Haubenbildung, die am Meristem zu unterscheiden ist, *r* primäre Wurzelrinde, *pl* Plerom als Anfang des Gefäßbündels. *E* ein Stück dieses Längsschnittes noch stärker vergrößert, um zu zeigen wie die lebenden, mit Protoplasma und Zellkern erfüllten Epidermiszellen *e* nicht bloß außen von dem Pilzmantel *m* bedeckt, sondern auch nach innen zu von dem Pilze umsponnen sind; *ab* subepidermale Zellen, *r* tiefer liegende Rindezellen, *f* angrenzende Zellen des Fibrovasalstranges. *A* und *B* schwach vergrößert, *D* stark, *E* noch stärker vergrößert.

Hyphen, welche sich in dem umgebenden Humus weiter verbreiten; bald sind dies einfache Hyphen, bald auch zu dickeren Strängen Rhizomorpha-ähnlich vereinigte Pilzfäden. Das Bedeutsamste ist hierbei, dass diese Hyphen den umgebenden Humusboden durchwuchern, an vielen Punkten mit den festen Theilchen des letzteren so verwachsen, wie es sonst die Wurzelhaare thun, und also augenscheinlich Nahrung aus der näheren und weiteren Umgebung für die Mykorhiza heranholen und somit die Wurzelhaare der Pflanze ersetzen. Mit dem Umstande, dass hier der Pilz allein der Nahrung suchende Theil ist, dürfte wohl auch die eigenthümliche Form dieser Mykorhizen zusammenhängen. Von unverpilzten Wurzeln weichen nämlich die Mykorhizen dadurch ab, dass sie kürzer, meist auch etwas dicker, zugleich aber viel reicher verzweigt sind, so dass sie oft büschel- oder korallenähnliche Bildungen darstellen, die also den Boden nicht weit durchdringen, während vielmehr durch die Pilzfäden die Nahrung aus den umliegenden Stellen zusammengeführt wird. Solcher Mykorhiza-Complexe entwickeln aber die Wurzeln zahlreiche an den verschiedensten Punkten innerhalb der Humusschicht des Bodens. Das Schicksal der Mykorhizen, wenn dieselben einige Jahre alt geworden sind, ist ein zweifaches. Diejenigen die zu stärkeren Wurzeltrieben von unbegrenzter Dauer sich ausbilden, stoßen, wie es bei solchen Wurzeln Regel ist, die primäre Rinde ab, indem sie aus ihrem Pericambium eine Korkhaut erzeugen (S. 163), und wachsen dann alljährlich in die Dicke; dadurch geht ihnen auch der Pilzmantel verloren; solche Wurzeln sind aber auch überhaupt nicht mehr zur directen Aufnahme von Nahrung geeignet. Die meisten Mykorhizen dagegen werden nach einigen Jahren von der Pflanze abgestoßen, wie dies ja das gewöhnliche Schicksal der feineren Saugwurzeln der langlebigen Pflanzen überhaupt ist; sie sind ersetzt durch inzwischen an anderen Bodenstellen in größerer Anzahl neu gebildete Mykorhizen. Die Pilzfäden, welche diese Baum-Mykorhizen bilden, gehören verschiedenen den Humusboden ständig bewohnenden Pilzmycelien an, und es scheinen die meisten der gewöhnlichen Waldschwämme hierzu tauglich zu sein; wenigstens hat zuerst Reess diese Verbindung mit dem Mycelium von Elaphomyces granulatus nachgewiesen; mir ist dann das Gleiche gelungen hinsichtlich der echten Trüffelpilze (Tuber), von Boletus bovinus, Russula rubra und lactea, Hygrophorus virgineus und Agaricus muscarius. Dagegen ist es mir nicht gelungen, das Mycelium von Agaricus melleus, welches bekanntlich als verderblicher Parasit die älteren Baumwurzeln tödtet, als an Mykorhizen betheiligt nachweisen zu können. Es dürften somit nur die nicht parasitären, den Waldboden bewohnenden Schwämme mit den Baumwurzeln in dieser gutartigen Symbiose zu leben bestimmt sein.

Was die biologische Bedeutung der ectotrophischen Mykorhizen anlangt, so ist der Nutzen, der den Pilzen aus dieser Symbiose erwächst, dermalen noch nicht klar zu übersehen; es wäre denkbar, dass die Pilze durch die Wurzel eine gewisse Ernährung erhalten; doch könnte sich der Vortheil auch nur auf die Gewährung eines günstigen Entwickelungs-

bodens beschränken. Für die Pflanze aber sind die auf ihren Wurzeln lebenden Pilze jedenfalls bei der Ernährung von großer Bedeutung, denn hier vertritt der Pilz geradezu die Rolle einer ernährenden Amme. Die gesammte Zufuhr von Wasser und von Nährstoffen, soweit letztere aus dem Erdboden stammen, verdankt der Baum seinen Mykorhizapilzen, was sich ja schon ohne Weiteres aus dem Umstande ergiebt, dass die ganze nahrungaufsaugende Oberfläche des Wurzelsystems von dem Pilze gebildet wird. Es liegt nun die Annahme am nächsten, dass es irgend eine Kraft der Nahrungserwerbung, welche bei dem Pilze größer als bei den gewöhnlichen Pflanzenwurzeln ist, sein muss, die das Entscheidende bei der Herbeiführung dieses symbiotischen Verhältnisses gewesen ist. Der Pilz wird die aus dem Boden genommenen Nährstoffe nicht unverändert auf die Baumwurzel übertragen, sondern voraussichtlich auch einen Theil von seinen eigenen Assimilationsproducten der Wurzel überlassen. Nun wissen wir, dass gerade die Pilze, und jedenfalls die im Waldhumus lebenden, welche bei dieser Symbiose in Betracht kommen, die organischen Bestandtheile des Humus kräftig zu assimiliren vermögen. Die von mir aufgestellte Theorie geht also dahin, dass für die Bäume der Waldhumus eine wichtige Nahrungsquelle ist, und dass ihnen durch ihre Mykorhizapilze die Humusbestandtheile besonders leicht nutzbar gemacht werden. Eine für diese Theorie instructive Pflanze ist die auf Waldboden wachsende Monotropa hypopitys, an welcher Kamienski zuerst die ectotrophe Mykorhizenform als eine constante Erscheinung aufgefunden hat. Die letztere stimmt, wie ich nachgewiesen habe, mit derjenigen der Bäume auf das genaueste überein. Die Monotropa ist aber eine chlorophylllose Pflanze, die ihre kohlenstoffhaltige organische Substanz nothwendig aus Humusverbindungen erwerben muss. Es zeigt also diese Pflanze, dass die Mykorhiza thatsächlich Humusverbindungen assimilirt, und es ist also der Rückschluss erlaubt, dass das nämliche Organ auch bei den Bäumen dieselbe Rolle spielen wird. Damit stimmt auch überein, dass im Erdboden immer in den an Humus reichsten oberen Schichten auch die Entwickelung von Mykorhizen am größten ist und mit der Abnahme des Humus in den tieferen Bodenschichten immer geringer wird. Besonders sprechen aber folgende von mir angestellte Versuche für diese Theorie. Wenn man versucht, Rothbuchen zu erziehen in einem von Humus völlig freien, geglühten Quarzsande oder in Wasserculturen, wozu die erforderlichen anorganischen Nährsalze gesetzt worden sind, so bringt man sie nicht über die ersten Jahre hinaus, sie gehen bald ein. Hat man dazu Buchensamen verwendet, so ist natürlich auch keine Mykorhiza entwickelt worden, weil der Buchenkeimling innerhalb des Samens noch keinen Pilz besitzt, und weil hier in dem künstlich hergestellten Substrat jene Pilzmycelien nicht vorhanden sind. Waren aber bewurzelte Pflänzchen benutzt worden, die im Waldboden gekeimt und ihre Mykorhizen bereits bekommen hatten, so verliert sich in diesem humusfreien Nährsubstrate der Pilz allmählich von den Wurzeln, die letzteren wachsen endlich ganz pilzfrei weiter. Dieser letztere Umstand beweist zugleich, dass der

Mykorhizapilz nicht von den Wurzeln seine Nahrung erhalten kann, sondern dass er eben ein Humuszehrer ist, welcher dort nicht wachsen kann, wo Humus fehlt. Zugleich ist damit aber auch bewiesen, dass die Buche Humusbestandtheile zu ihrer Ernährung braucht, oder wenigstens ohne dieselben nur kümmerlich sich entwickelt. Wenn ich Parallelaussaaten von Buchen machte in Blumentöpfen mit humushaltigem Waldboden, wovon ein Theil vorher bei 100° C. im Dampfsterilisirungsapparate sterilisirt wurde, so bekamen alle Exemplare, die in den nicht sterilisirten Töpfen wuchsen, sehr bald typische Mykorhizen, während die anderen unverpilzte Wurzeln entwickelten, weil die Bodenpilze durch das Sterilisiren getödtet worden waren; die wurzelsymbiotischen Buchen entwickelten sich gut und kräftig, nicht eine Pflanze ging aus, während in allen sterilisirten Kulturen eine Pflanze nach der andern abstarb, so dass nach den ersten drei Jahren bereits sämmtliche unverpilzten Pflanzen todt waren, obgleich der Boden chemisch nicht verändert war und jedenfalls seinen natürlichen Humusgehalt besaß. Die Ernährung der Buche mit Humus kann also vortheilhaft nur durch die Mitwirkung des Symbiosepilzes geschehen.

2. **Die endotrophische Mykorhiza.** Hierher gehören erstens die von mir entdeckten Mykorhizen der Ericaceen, Epacridaceen und Empetraceen, sämmtlich haide- oder moorbewohnender Kleinsträucher. Die sehr langen, haardünnen Wurzeln (Fig. 164 *A*, S. 265) sind hier fast constant als Mykorhizen ausgebildet; aber die Pilzfäden nisten hier in den relativ weiten Epidermiszellen, deren Lumen meist ganz erfüllend als eine knäuelartige Masse, von welcher jedoch auch Fäden durch die Wände der Epidermiszelle nach außen in das Substrat sich erstrecken (Fig. 164, *B*—*D*). Diese pilzbergende Epidermis entwickelt auch hier nicht ein einziges Wurzelhaar; die Wurzelrinde ist einschichtig oder fehlt, und die verpilzte Epidermis umgiebt dann direct den axilen Fibrovasalstrang.

Eine andere Form endotrophischer Mykorhizen zeigt die Eigenthümlichkeit, dass die Mycelfäden des Pilzes bis in die primäre Rinde der Wurzel eindringen (Fig. 165, S. 266); in einer oder mehreren Schichten der weitesten Zellen, meist rings um die Wurzel findet sich in jeder Zelle ein großer Klumpen, welcher einen Knäuel dicht verschlungener Pilzfäden darstellt; von ihm aus gehen einzelne Pilzhyphen gegen die Wand der Zelle, durchsetzen sie und hängen mit den Pilzfadenknäueln der benachbarten Zellen zusammen. Auch hier hält in der Regel der Pilz mit dem Wachsthum der Wurzel gleichen Schritt; er dringt nahe hinter dem Vegetationspunkte derselben in der Längsrichtung Zelle für Zelle weiter vor in dem Maße als die Wurzel sich verlängert. Zwischen dem Pilzfadencomplex und dem Protoplasma der Wurzelzelle besteht ein gutartiges symbiotisches Verhältniss, denn das Protoplasma zeigt hierbei dauernd normale Lebensthätigkeiten. Der Pilzklumpen liegt ungefähr in der Mitte der Zelle, entweder in der nächsten Nachbarschaft des Zellkernes oder umgiebt denselben; das Protoplasma bildet nicht bloß einen wandständigen Sack, sondern umkleidet in dünner Schicht

auch den Pilzklumpen sowie die einzelnen Fäden, welche von diesem nach der Zellwand verlaufen, und außerdem sind zahlreiche äußerst feine Protoplasmastränge zu sehen, welche in netzartigen Anastomosen von der wandständigen Protoplasmahaut nach der die Pilzelemente umkleidenden Protoplasmaschicht ausgespannt, und theils in innerlicher Strömung, theils in zitternder Bewegung und Lagenveränderung begriffen sind. Andere als die genannte Bestandtheile finden sich in diesen Zellen nicht; Stärke-

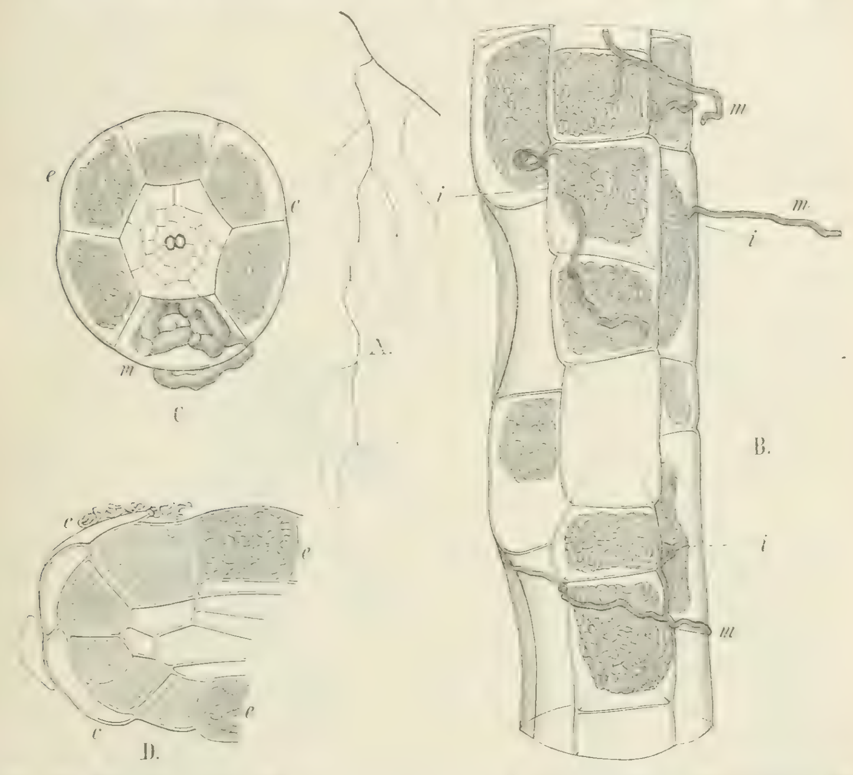


Fig. 161. Mykorhizen der Ericaceen. *A* Stück einer Wurzel mit einigen der haardünnen als Mykorhizen ausgebildeten Saugwurzeln von Andromeda polifolia, in natürlicher Größe. *B* Stück einer solchen Saugwurzel in der Längsansicht von außen gesehen; in den meisten der großen Epidermiszellen ist ein Knäuel von Pilzfäden enthalten; bei *m* Hyphen, welche aus der Umgebung auf die Wurzel gelangen und auf deren Oberfläche wachsen, bei *i i i* ins Innere der Epidermiszellen eintretend. *C* eine ebensolche Saugwurzel im Querschnitte; die weiten Epidermiszellen *e* zeigen in ihrem Innern das Pilzfadenknäuel; bei *m* dickere Pilzfäden, zum Theil auswendig. *D* Längsschnitt durch die Spitze einer solchen Wurzel, *e e* bereits mit Pilzen erfüllte Epidermiszellen, *c c* Wurzelhaube, auswendig oben mit einigen Pilzfäden. *B*, *C* und *D* stark vergrößert.

körner kommen nur in denjenigen Wurzelrindezellen vor, in welchen sich der Pilz nicht befindet. Nicht selten sieht man einzelne dieser Pilzfäden bis in die Epidermis, die hier oft Wurzelhaare entwickelt, sich erstrecken und aus dieser in die Umgebung der Wurzel hinausreichen. Diese Mykorhizaform war schon seit längerer Zeit bekannt für die Orchideen, wo die Wurzeln, beziehentlich bei den wurzellosen Formen Corallorhiza die Rhizome in dieser Weise verpilzt sind. Von meinem Schüler Schlicht

ist sie auch bei zahlreichen anderen humusbewohnenden Monokotylen wie Dikotylen aus den verschiedensten Familien in wesentlich derselben Form als eine nahezu constante Erscheinung nachgewiesen worden.

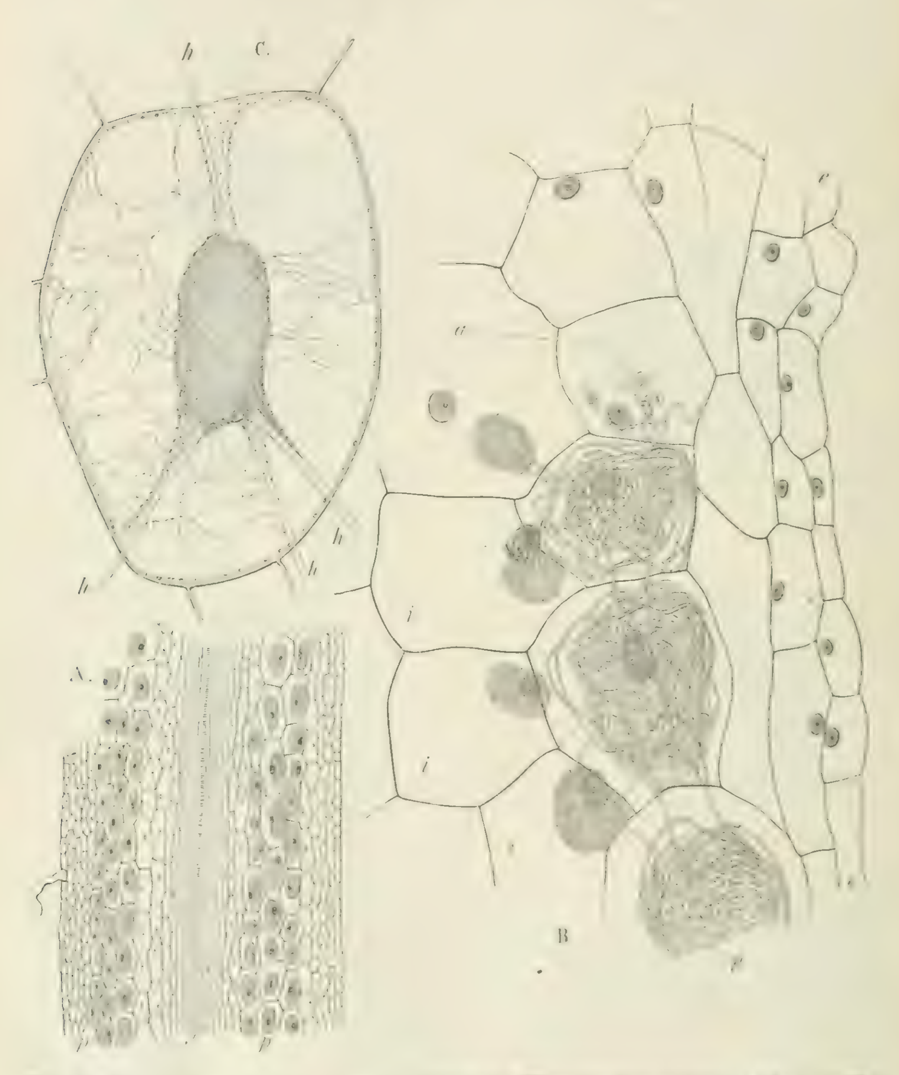


Fig. 165. Mykorhizen der Orchideen. *A* Stück einer Wurzel im Längsschnitt, *p p* die pilzerfüllten Rindenzellen, *f* Fibrovasalstrang; ungefähr 20fach vergrößert. *B* Partie eines Längsschnittes durch die Wurzel von Neottia nidus avis, nahe der Wurzelspitze; *e* Epidermis, *p* eine Reihe pilzerfüllter Zellen; die oberste Zelle, welche dem Wurzelscheitel zu liegt, ist noch ohne Pilz, in die nächstvorhergehende Zelle wandert der Pilz soeben aus der älteren Nachbarzelle ein. Auch nach den inneren Rindenzellen *i* ist der Pilz jüngst eingedrungen und hat einen noch kleinen Pilzfadenknäuel meist um den an Größe zugenommenen Zellkern gebildet; ungefähr 200fach vergrößert. *C* eine pilzerfüllte Zelle aus dem Rhizom von Goodyera repens; *h* die die Zellwand durchbohrenden, nach dem in der Mitte der Zelle schwebenden Pilzklumpen gerichteten Hyphen, alle von körnigem Protoplasma umscheidet; zwischen diesem und dem Primordialschlauch auf der Innenseite der Zellwand ein feines Netz zarter strömender Protoplasmafäden. Stark vergrößert.

Bei den endotrophischen Mykorhizen handelt es sich wiederum um Pilze, welche für gewöhnlich außerhalb der Wurzel im Humus leben und aus diesem sich ernähren. Hier dürfte jedoch der Pilz bei der Nahrungsaufnahme in die Wurzel nicht so ausschließlich in Betracht kommen, da er ja nicht die Oberfläche derselben einnimmt, sondern innerhalb der Zellen lebt, und wenn er auch mit einzelnen Fäden an die freie Wurzeloberfläche reicht, so scheint doch die letztere selbst nicht unbetheiligt an der Nahrungsaufsaugung zu sein, und es ist auch nicht ohne Weiteres zu entscheiden, ob nicht der Pilz selbst von der Wurzel mit Nahrungsstoffen versehen wird. Immerhin deutet das Auftreten des Pilzes in einer meist ringförmig geschlossenen Zone in der der Peripherie nahegelegenen Wurzelpartie auf eine vermittelnde Rolle, die er zwischen der Wurzel und ihrer Außenseite spielen könnte. Vergleichende Kulturen mit verpilzten und unverpilzten Ericaceen oder Orchideen etc. sind bis jetzt noch nicht angestellt worden. Dass aber diese Symbiose einen eigenartigen Charakter hat, haben mich erst neueste Untersuchungen gelehrt, die ich an den Mykorhizen der Orchideen, besonders von Orchis latifolia angestellt habe. Der hier in die Zellen aufgenommene und darin weiter entwickelte Pilz wird zuletzt von dem lebenden Protoplasma der Zellen ausgesogen und giebt alle seine Eiweißstoffe an die Pflanze ab. Denn anfangs reagiren diese Pilzfadenknäuel wie alle Pilzfäden durch ihre intensive Tinction, die sie z. B. mit Anilinblau annehmen, sehr stark auf Eiweißstoffe. Im späteren Alter dieser Mykorhizen, noch bevor sie absterben, verlieren die Pilzelemente ihren ganzen Eiweißgehalt, sie geben zuletzt gar keine Tinktion mehr, sie sind protoplasmaleer und bestehen nur noch aus den Zellhäuten, also aus dem unverdaulichen Skelet des Pilzes. Dabei ist das Protoplasma und der Zellkern in den pilzhaltigen Wurzelzellen noch im lebensthätigen Zustande; beide verschwinden erst mit dem völligen Absterben der Wurzel, von ihnen gehen also augenscheinlich die auf die Verdauung des im Protoplasma eingeschlossenen Pilzes gerichteten Thätigkeiten aus. Wir haben also hier ein neues, ganz eigenartiges Symbioseverhältniss zwischen einer Pflanze und einem Pilze, wovon erst jetzt Beispiele bekannt werden. Denn der Pilz ist hier gleichsam in den Wurzelzellen gefangen, wo er als sichere Beute zuletzt von der Pflanze aufgezehrt wird. Die Erscheinung entspricht, mutatis mutandis, genau dem Insectenfang der sogenannten insectenfressenden Pflanzen, und wir können daher die endotrophen Mykorhizen als Pilzfallen und die betreffenden Pflanzen als pilzeverdauende Pflanzen bezeichnen.

Die Speciesfrage der Pilze, welche in den endotrophen Mykorhizen leben, ist noch nicht entschieden, weil man dieselben immer nur als steriles Mycelium in den Mykorhizen findet; ich habe inzwischen den Namen Eidamia für diese Pilze gebraucht. Wahrlich sieht in ihnen Formen von Nectria auf Grund von künstlichen Culturversuchen, bei denen sich die Fruchtkörper dieser Pyrenomyceten bildeten. Es müssen jedoch diese Versuche nicht mit der nöthigen Umsicht angestellt worden sein, denn wenn man Schnitte durch solche Mykorhizen oder auch durch andere unterirdische Pflanzentheile in Nährlösungen bringt, so entstehen oft aus äußerlich anhaftenden Keimen gewisse Pilzmycelien. Ich habe vielmehr bei sorgfältig

angestellten Culturen, wo die peripherischen Theile der Mykorhizen abgeschnitten waren, ausnahmslos constatirt, dass die in den Wurzelzellen enthalten gewesenen Pilzelemente der Eidamia dabei völlig unverändert bleiben, dass sie also durch den Einfluss der Pflanze bereits so degenerirt sind, dass sie ihre Entwickelungsfähigkeit außerhalb derselben verloren haben; ich sehe darin ein für den Charakter der vorliegenden Symbiose bedeutsames Symptom.

Hieran schließt sich die **Pilzsymbiose in den Wurzelanschwellungen der Erlen, Eläagnaceen und Myricaceen.** Diese Gebilde weichen gestaltlich von den gewöhnlichen Wurzeln derselben Pflanzen wesentlich ab, indem sie korallenähnliche, kurze, dicke und vielverzweigte Ästchen darstellen, die an ihrer Spitze durch einen Vegetationspunkt wachsen und sich verzweigen und welche in Mehrzahl zu voluminösen, oft bis über faustgroßen, knollenartigen Complexen vereinigt sind. Sie sind von einer Korkhaut bedeckt, welche auch den Vegetationspunkt überzieht; der letztere liegt also nicht direct auf dem Scheitel, aber es fehlt auch jede Wurzelhaubenbildung. Diese Wurzelanschwellungen sind von einem Pilze erzeugt und bewohnt und also biologisch den Mykorhizen verwandt; da sie aber morphologisch nicht eigentliche Wurzeln, sondern eigenartige Organe sind, so passt die Bezeichnung Mykorhiza für sie nicht, dafür ist die Benennung **Mykodomatien** oder **Pilzkammern** bezeichnender. Die den centralen Fibrovasalstrang umgebende dicke primäre Rinde enthält nämlich in einer mittleren Schicht relativ weite Parenchymzellen mit einem eigenthümlichen Inhalte, den zuerst Woronin als einen Pilz deutete. In diesen Zellen findet sich außer Protoplasma und einem Zellkern ein den größten Theil des Zellenlumens erfüllender klumpenartiger Körper, der eine sehr feine Structur besitzt, die man ebenso gut als eine Schwammstructur, wie als die eines äußerst dicht verschlungnen Fadenknäuels ansprechen kann. Wie Brunchorst und Moeller gezeigt haben und ich jetzt bestätigen kann, handelt es sich hier um einen äußerst feinfädigen Pilz, dem Ersterer den Gattungsnamen Frankia gegeben hat. Ich konnte jetzt nachweisen, wie die Fäden desselben, geradeso wie bei dem Pilze der Orchideen-Mykorhizen von Zelle zu Zelle hinter dem Vegatationspunkte weiter dringen; aber auch sie sind hier in der Pflanze insofern degenerirt worden, als es durchaus unmöglich ist, sie jetzt wieder zu einer selbständigen Weiterentwickelung zu bringen, so dass auch hier eine künstliche Züchtung des Pilzes unmöglich ist. In dem Mykodomatium aber entwickelt er sich charakteristisch weiter: die an der Peripherie des Fadenknäuels befindlichen Elemente des Pilzes blähen sich zu relativ großen kugeligen Blasen auf, wodurch das Ganze ein traubiges Aussehen erhält; in den Blasen sammeln sich reichlich Eiweißmassen an, eine einfache oder in mehrere Portionen getheilte Inhaltsmasse darstellend, welche zu der irrigen Deutung einer Sporenbildung in den Blasen Veranlassung gab. Schon Brunchorst hat beobachtet, dass in den älteren Partien der Anschwellungen die Pilzcomplexe ihren Inhalt wieder verlieren; in der That ist nur in den jüngeren Partien dieser Mykodomatien eine äußerst kräftige Eiweißreaktion an den Pilzmassen zu finden; später werden die

eiweißerfüllten Blasen ausgesogen, sie fallen zusammen und es bleibt nur ein eingeschrumpftes, nicht oder kaum auf Eiweiß reagirendes Cellulose-skelet unverdaut zurück. Diese Mykodomatien haben eine vieljährige Dauer, indem sie jedes Jahr mit ihrem Pilz weiter wachsen, wobei sich immer wieder dasselbe Spiel wiederholt.

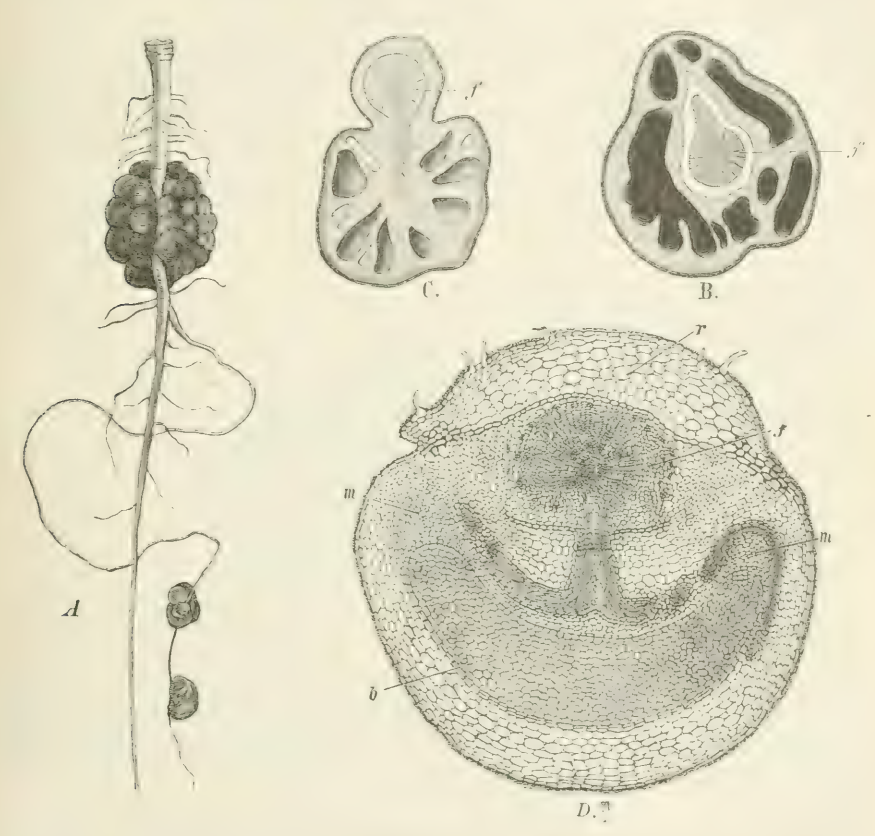


Fig. 166*a*. *A—D*. Die Symbiose in den Wurzelknöllchen der Leguminosen. *A*. Wurzel einer gelben Lupine, mit Wurzelknöllchen. *B*. Ein Wurzelknöllchen im Durchschnitt; *f* der Fibrovasalstrang der Wurzel, ringsum in der Rinde die großen Pilzkammern, aus dem roth gefärbten Bakteroidengewebe bestehend. *C*. Altes Knöllchen, nach Entleerung der Pilzkammern. *D*. Querschnitt durch ein etwa halberwachsenes Wurzelknöllchen der Lupine; *f* der Fibrovasalstrang der Wurzel, *r* die primäre Rinde des unveränderten Theils der Wurzel; das Knöllchen enthält ein ungefähr halbmondförmiges aus Bakteroiden führenden Zellen bestehendes Gewebe *b*, welches bei *mm* in der Fortbildung durch ein Meristem begriffen ist; von dem Fibrovasalstrange der Wurzel gehen Zweige in die Nähe des Bakteriengewebes; schwach vergrößert.

Die Pilzsymbiose in den Wurzelknöllchen der Leguminosen hat ebenfalls die Bedeutung einer Züchtung von Pilzen innerhalb der Pflanze zu dem Zwecke, die so erzeugten Pilzmassen später zu verzehren und das reiche Eiweißmaterial derselben für eigene Zwecke zu verwenden. Wurzelknöllchen sind bei allen Leguminosen constant auftretende Organe (Fig. 166*a*), welche in mehr oder weniger großer Anzahl

an den Seiten der Wurzeln sitzen und als eine Neubildung aus der primären Wurzelrinde hervorgehen, also nicht den Charakter von Nebenwurzeln haben, obwohl sie von Gefäßbündeln durchzogen sind, die sich an diejenigen des Tragorganes anschließen. Sie müssen daher morphologisch und, weil sie von Pilzen erzeugt und bewohnt sind, ebenfalls als Mykodomatien bezeichnet werden. Ihre Gestalt ist je nach Species verschieden; meist sind es runde bis walzenförmige Organe, welche durch einen ebensolchen Vegetationspunkt an ihrer Spitze wachsen wie die der Erlen; auch machen sie oft wie diese einige kurze Verzweigungen und sind auch hier bei den perennirenden Arten und bei den Holzpflanzen von mehrjähriger Dauer. Als wesentlichen Bestandtheil dieser Gebilde

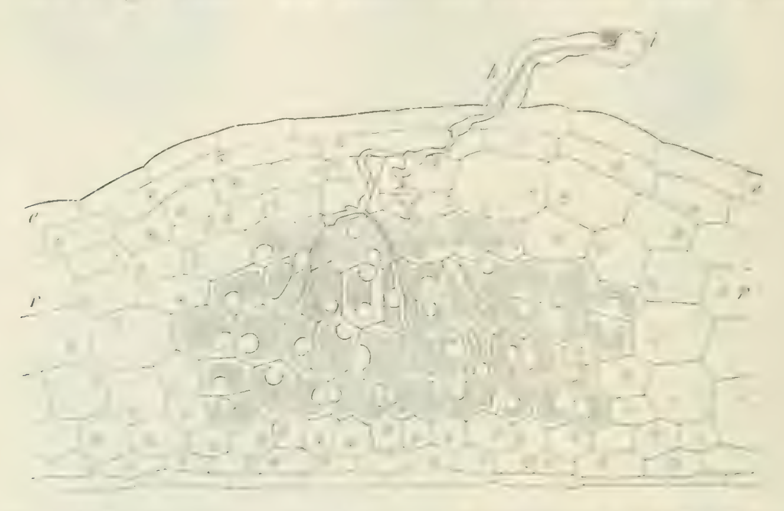


Fig. 166*b*. Längsschnitt durch den ersten Anfang eines Wurzelknöllchens der Erbse, wo der Pilz durch einen Infektionsfaden in dem Wurzelhaar *h* eingewandert ist, an dessen Spitze bei *i* die Eintrittsstelle war; man sieht hier auswendig noch Bakterien angesammelt, und die Spitze des Wurzelhaares nach dieser Stelle hin eingekrümmt, wo dann inwendig der Infektionsfaden seinen Anfang nimmt. Derselbe setzt sich unter wiederholten Gabelungen fort bis in die primäre Wurzelrinde, wo die mit größeren Zellkernen und reichlicherem Protoplasma erfüllten Zellen diejenigen darstellen, in deren Protoplasma der Pilz eingewandert ist; stärker vergrößert.

finden wir auch hier ein inneres relativ großzelliges Parenchym, dessen Zellen mit einem selbst bei stärkeren Vergrößerungen feinkörnig trübe erscheinenden Inhalt dicht erfüllt sind, während ein Rindengewebe gewöhnliche Beschaffenheit besitzt. Woronin hat zuerst diesen Zelleninhalt für eine Ansammlung bakterienartiger Pilze erklärt. Ich habe dann gezeigt, dass die Entstehung der Knöllchen, die auf den verschiedensten Bodenarten regelmäßig an jedem Individuum sich bilden, nur durch vorheriges Sterilisiren des Bodens verhindert werden kann, dass es also ein in allen Böden reichlich verbreitetes Lebewesen sein muss, welches die Wurzelknöllchen erzeugt. Selbst Impfungen sterilisirten Bodens mit kleinen Mengen frischen Erdbodens genügen oft, um diese Symbiose zu Stande zu bringen. In der jüngsten Zeit ist es mir gelungen, das Eindringen dieses Mikrobes, seine Entwicklung und Verwandlung in der

Pflanze, sowie seine Natur näher kennen zu lernen; auch haben andere Forscher im Wesentlichen die gleichen Resultate gewonnen. Das hier betheiligte Mikrob ist kein fadenbildender höherer Pilz, sondern ein Spaltpilz, der vorläufig, d. h. bis etwa seine Identität mit einem anderen in der Natur auftretenden schon bekannten Bacterium erwiesen ist, von mir als Rhizobium leguminosarum, von Beyerink als Bacterium radicicola bezeichnet worden ist. Der Pilz dringt schon bald nach der Keimung der Samen in die Wurzel der Leguminose ein (Fig. 166 *b*), meist in die Spitzen von Wurzelhaaren oder direct in eine Epidermiszelle. Die Infectionsstelle markirt sich durch eine gewisse Ansammlung von Bakterien an der Außenseite der Wurzelhaarzelle, und dieser Stelle entspricht im Inneren der letzteren auch ein Erscheinen und eine Vermehrung von Bakterien innerhalb des Protoplasmas. Eine directe Verfolgung des Eindringens durch die Zellhaut ist unmöglich. Von dieser Eintrittsstelle aus werden die Bakterien unter Vermehrung weiter geleitet in die inneren Rindezellen der Wurzel, und zwar durch fadenförmige, aus Protoplasma bestehende Stränge, welche die Zellhäute durchqueren, ganz mit Bakterien durchsät und wahrscheinlich von dem Protoplasma der Wurzelzellen selbst gebildete Leiter sind, welche die Bakterien nach den inneren Rindezellen zu führen bestimmt sind. Die letzteren beginnen, nachdem die dorthin gelangten Bakterien sich mit ihrem Protoplasma vermischt haben, sich auffallend zu verändern: ihr Protoplasma wird dichter, der Zellkern größer, es beginnt eine energische Vermehrung der Zellen durch Theilung und dabei werden auch die Bakterien außerordentlich vermehrt. Das Product dieser Bildungsthätigkeit ist die Entstehung der Wurzelknöllchen. Indem dieselben durch ihr Meristem am Scheitel weiterwachsen, werden bei der Theilung der Meristemzellen auch die im Protoplasma derselben enthaltenen Bakterien auf die neuen Zellen mit übertragen, und so wächst der Pilz unter colossaler Vermehrung mit dem Knöllchen weiter. Es tritt nun auch hier wieder die bemerkenswerthe Erscheinung ein, dass der Pilz durch die Pflanze zunächst zu einer überschwenglichen Bildungsthätigkeit gereizt und dann von der Pflanze aufgezehrt wird. Denn erstens schreitet die Vermehrung der Bakterien innerhalb des Protoplasmas der Zellen soweit fort, dass die letzteren beinahe völlig von ihnen erfüllt sind (Fig. 166 *c*, *A*), und zweitens werden die Bakterienkörper selbst in einer eigenthümlichen Weise hypertrophisch, d. h. sie verwandeln sich unter Vergrößerung bis auf das Fünffache ihrer ursprünglichen Größe in keulenförmige oder gabelförmig verzweigte Gebilde, die einen sehr starken Eiweißgehalt besitzen; während das ursprüngliche Rhizobium etwa 0,001 mm lang ist, sind diese Körperchen jetzt 0,003 bis 0,005 mm groß (Fig. 166 *c*, *C*—*E*). Brunchorst hat diese Gebilde als Bakteroiden bezeichnet und hielt sie für Bildungen der Pflanze, nicht für fremde Wesen. Sie sind auch in dieser Form eigentlich keine Bakterien mehr, denn sie haben nun auch meist die Fähigkeit sich zu vermehren verloren; sie sind degenerirte, unter der Herrschaft der Leguminose zu einem bestimmten Zwecke umgewandelte Gebilde, welche die Pflanze sich

eigentlich vollständig angeeignet hat. Brunchorst hat auch zuerst das endliche Schicksal der Bakteroiden in den Wurzelknöllchen erkannt: sie werden zuletzt resorbirt und verschwinden aus den Zellen Fig. 166 *c*, *B*: die Wurzelknöllchen werden dadurch erschöpft, sie schrumpfen zusammen und erscheinen zuletzt oft völlig ausgeleert. Es geschieht das um die

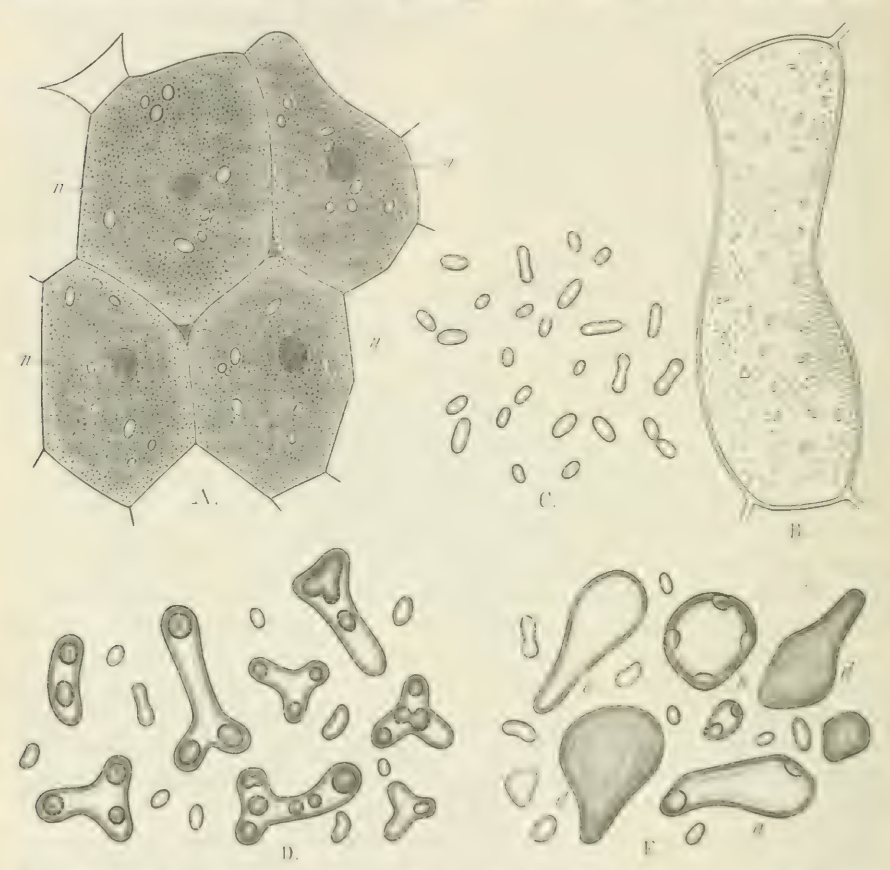


Fig. 166*c*. Der Symbiosepilz der Leguminosen. *A* Einige Zellen des Bakteroidengewebes der Lupine (vgl. Fig. 166*aD*), stark vergrößert, das ganze Protoplasma ist von Bakteroiden erfüllt, zugleich mit einigen Stärkekörnern und dem Zellkern *n*. *B* eine ebensolche Zelle im Zustande der Entleerung des Knöllchens, wo die Mehrzahl der Bakteroiden aufgelöst ist, aber zahlreiche kokkenförmige Spaltpilze, welche nicht in Bakteroiden verwandelt worden waren, zurückbleiben. *C* der Symbiosepilz auf Gelatine gezüchtet, in der Form des echten Spaltpilzes, mit häufiger Vermehrung durch Theilung. *D* der in den Wurzelknöllchen zu Bakteroiden umgewandelte Spaltpilz aus Pisum sativum, *E* derselbe aus Trifolium pratense. Die Bakteroiden bestehen aus Eiweißstoffen und enthalten Einschlüsse von stärker tingirbarer Eiweißsubstanz. Die Formen *a*, *b*, *c* bestehen nur am Rande, die Formen *d* ganz aus stärker tingirbarer Eiweißsubstanz. Zwischen den Bakteroiden sind eine Anzahl Spaltpilze unverändert geblieben. *C*—*E* ungefähr 2000fach vergrößert.

Zeit, wo die Pflanze behufs ihrer Fruchtbildung ein großes Bedürfniss nach Eiweißstoffen hat. Die Pflanze verdaut also den in den Knöllchen von ihr mittlerweile gezüchteten und zu überschwenglicher Eiweißproduction gebrachten Spaltpilz zuletzt selbst und macht sich sein

Eiweißmaterial zu nutze. Die verdauende Wirkung geht auch hier von dem Protoplasma der pilzführenden Zellen aus, denn die Bakteroiden sind in dem persistirenden Protoplasma enthalten; auch der Zellkern bleibt darin unterscheidbar. Wie ich gezeigt habe, entgeht nun aber immer ein Theil der in den Wurzelknöllchen zur Entwickelung gekommenen Bakterien der degenerirenden Wirkung, welche die Pflanze auf ihre Gefangenen ausübt: unter den monströs umgestalteten Bakteroiden finden sich immer in denselben Zellen auch kleine, ihre natürliche Form und Größe behaltende Bakterien, und diese werden zuletzt nicht mit resorbirt, sie verbleiben intact in dem ausgesogenen Bakteroidengewebe, haben auch ihre Entwickelungsfähigkeit nicht eingebüßt und gelangen bei der Verwesung der Wurzelknöllchen wieder in den Erdboden, so dass also diese Pilze, trotzdem dass die Mehrzahl von ihnen der Pflanze zum Opfer fällt, doch in vermehrter Menge aus dieser Symbiose hervorgehen; die Keime des Rhizobium werden im Erdboden durch Anbau von Leguminosen vermehrt. Nachdem über die biologische Bedeutung der Wurzelknöllchen der Leguminosen die verschiedensten Ansichten geäußert worden sind, welche hier nicht im Einzelnen wiedergegeben werden können, ist der im Vorstehenden dargelegte Charakter derselben erst in der jüngsten Zeit wesentlich durch Beyerink's, Prazmowski's und meine Untersuchungen erkannt worden.

Eine wichtige Frage bleibt für alle vorgenannten Fälle pilzverdauender Mykorhizen und Mykodomatien zu beantworten: woher das Nahrungsmaterial stammt, aus welchem die von der Pflanze gezüchteten und zuletzt von ihr verzehrt werdenden Pilzmassen erzeugt werden. Experimente, die hierüber allein entscheiden können, sind bis zur Stunde nur erst mit Leguminosen gemacht worden. Hiernach erlangen die letzteren durch die Symbiose mit dem Rhizobium die Fähigkeit, auch auf Böden, welche nur geringe Mengen von Stickstoffverbindungen oder gar keine solchen enthalten, sich unter alleiniger Verwerthung des elementaren Stickstoffes der Luft zu entwickeln und ihr normales Quantum organischen Stickstoffes zu produciren, was sie ohne die pilzführenden Wurzelknöllchen nicht vermögen, während sie bei Gegenwart von Stickstoffverbindungen im Erdboden auch ohne die Pilzsymbiose fähig sind, sich zu entwickeln und elementaren Luftstickstoff zu assimiliren. Dabei ist es aber noch unentschieden, in wieweit an der Erwerbung des zur Aufzucht des Pilzes erforderlichen Stickstoffes, Kohlenstoffes etc. die Pflanze selbst oder der Pilz betheiligt ist. Dass der Pilz von der Pflanze Nahrung, jedenfalls kohlenstoffhaltige empfangen muss, ist ohne weiteres klar, und dass er für sich allein, außerhalb der Pflanze in künstlichen Nährlösungen gezüchtet, nur sehr träge und nicht energischer als andere Pilze freien Stickstoff assimilirt, ist von mir nachgewiesen worden. Es ist nun ebensowohl denkbar, dass die Symbiose auf den Pilz, wie dass sie auf die Pflanze einen Reiz zu gesteigerter Energie in der Verarbeitung des freien Stickstoffes ausübt. Bei den endotrophen Mykorhizen der Ericaceen, Orchideen und den Mykodomatien der Erlen dürfte es, weil diese Pflanzen

typische Humusbewohner sind, auf Nutzbarmachung von Humusverbindungen durch den Pilz für die Pflanze ankommen, wie ja schon die chlorophyllfreien Orchideen beweisen, bei denen der Humus nothwendig das Material für die organischen Verbindungen der Pflanze liefern muss; bei den chlorophyllführenden Pflanzen ist es vielleicht besonders auf die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Humus abgesehen. Doch sollten diese noch unentschiedenen Fragen hier nur angedeutet werden, denn ihre weitere Verfolgung gehört in die Ernährungslehre.

C. Algeneinmiether in den Organen höherer Pflanzen. Es sind einige Fälle bekannt, wo niedere Algen, meist Nostochaceen, in gewisse Theile höherer Pflanzen einzuwandern pflegen, sodass man die letzteren regelmäßig von jenen bewohnt findet. In den Höhlungen kappenförmiger Blätter an der Unterseite des Thallus des Lebermooses Blasia pusilla und im Thallus von Anthoceros, desgleichen in den Blatthöhlen von Azolla siedelt sich Nostoc an. In den Höhlen der Blasia steht eine Papille, welche Schläuche in das Innere der Nostockugel treibt, und bei Azolla entspringen aus der Epidermis im Innern der Höhle Haare, welche ebenfalls die Nostockugel durchsetzen, so dass es den Eindruck macht, als würde die Alge hier von der Pflanze ausgebeutet. Auch in das Laub der Lemna trisulca, in Wurzeln von Cycadeen und in das Rhizom von Gunnera pflegen Nostochaceen einzuziehen und darin sich zu vermehren. In keinem dieser Fälle ist jedoch etwas sicheres über die Beziehungen beider Symbionten bekannt.

Literatur. Ueber Symbiose überhaupt: Frank, Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beitr. z. Biologie. II. Breslau 1876. — De Bary, Die Erscheinung der Symbiose. Straßburg 1879. — Lundström, Ueber symbiotische Bildungen. Botan. Centralbl. 1886. XXVIII. pag. 282.

Ueber Gallen: Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. pag. 662 ff. — Beyerink, Botan. Zeitg. 1885. Nr. 20, 1888. Nr. 1.

Ueber Mykorhizen: Frank, Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1885. pag. 128. und XXVII. — Ueber neue Mykorhiza-Formen. Daselbst 1887. pag. 395. — Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorhiza. Daselbst 1888. pag. 248. — Kamienski, Mém. de la soc. nat. des sc. nat. de Cherbourg. XXIV, und Botan. Zeitg. 1881. pag. 457. — P. E. Müller, Die Mykorhiza der Buche. Botan. Centralbl. 1886. Nr. 14. — Reissek, Ueber Endophyten der Pflanzenzelle. Wien 1846. — Mollberg, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XVII. Jena 1884. — Wahrlich, Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Botan. Zeitg. 1886. — Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI, pag. 415. — Schlicht, Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhizen. Landwirthsch. Jahrb. 1889.

Ueber Wurzelknöllchen der Leguminosen und ähnliche Bildungen: Woronin, Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. X. 1866. No. 6. — Eriksson, Studier öfver leguminosernas rotknölar. Lund 1874. — Frank, Ueber die Parasiten in den Wurzelanschwellungen der Papilionaceen. Botan. Zeitg. 1879. No. 24. — Prillieux, Bulletin soc. bot. de France 1879. pag. 98. — Brunchorst, Ueber die Knöllchen an den Leguminosenwurzeln. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1885. pag. 241. — Ueber einige Wurzelanschwellungen, besonders diejenigen von Alnus und der Eläagnaceen. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen. II. 1886. pag. 151. — Schindler, Ueber die biologische Bedeutung der Wurzelknöllchen bei den Papilionaceen. Journal f. Landwirth. von Henneberg XXXIII. pag. 325. — de Vries, Landw. Jahrb. IV, 1887. — Tschirch,

Beiträge zur Kenntniss der Wurzelknöllchen der Leguminosen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1887. pag. 58. — Marshall Ward, Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London 1887. pag. 539. — Vuillemin, Annales des sc. agron. franç. et étrang. I. Nancy 1888. — Bréal, Annales agronomiques XIV. pag. 481. — Beyerink Botan. Zeitg. 1888. No. 46. — Prazmowski, Botan. Centralbl. 1888. No. 46. — Bull. der Akad. d. Wiss. Krakau, Juni 1889. — Landwirthsch. Versuchsstationen. 1890. XXXVII und XXXVIII. — Möller, Ueber Plasmodiophora alni. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1885. pag. 102. — Beitrag zur Kenntniss der Frankia subtilis. Daselbst 1890. pag. 215. — Frank, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1887. pag. 50; 1889. pag. 332. — Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landwirthsch. Jahrb. 1890.

Ueber Flechtensymbiose: Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus. Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. 1868. — Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel 1869. — Erörterungen zur Gonidienfrage. Flora 1872. No. 11. — Bornet, Recherches sur les gonidies des lichens. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XVII. — Famintzin und Baranetzky, Botan. Zeitg. 1868. No. 11. — Beitrag zur Kenntniss des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. — Frank, Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beitr. z. Biologie. II. Breslau 1876.

Ueber Algen in höheren Pflanzen: Reinke, Sitzungsber. d. kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen, 2. Dec. 1871. — Morpholog. Abhandlungen. Leipzig 1873. pag. 92. — Janczewski, Botan. Zeitg. 1872. No. 5. — Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. Jena 1874. pag. 23. — Strasburger, Ueber Azolla. Jena 1873.

Zweiter Theil.

Physikalische Physiologie.

Die physikalischen Eigenschaften und Erscheinungen der Pflanzen.

1. Kapitel.

Die Molecularstructur der organisirten Körper.

§ 36. Die Zellhäute, das Protoplasma, der Zellkern, die Chlorophyllkörper, Stärkekörner, Krystalloide, überhaupt alle am Aufbau der Pflanze betheiligten festen und weichen Körper zeigen in ihrem Verhalten zu Wasser einen wesentlichen Unterschied von den unorganisirten Körpern, wie z. B. den Krystallen. Die letzteren sind in Wasser entweder löslich oder sie sind es nicht. In jenem Falle ist die Anziehung zwischen den kleinsten Theilchen des Krystalles und denjenigen des Wassers so groß, dass jene losgerissen und zwischen die letzteren eingeschoben werden; im anderen Falle aber vermag das Wasser die kleinsten Theilchen des Krystalles nicht abzutrennen, aber auch der letztere verhindert das Eindringen des Wassers in das Innere seines Gefüges. Die genannten Bestandtheile der Pflanze dagegen besitzen das Vermögen, Wasser zwischen ihre kleinsten Theilchen einzulagern, wobei die letzteren durch das

eindringende Wasser mit Gewalt auseinandergeschoben werden, in Folge dessen der Körper sein Volumen bis zu einem gewissen Grade vergrößert oder, wie man sagt, aufquillt, ohne dass es zu einer Auflösung des Körpers kommt. Wir nennen solche Körper **quellungsfähige** oder **organisirte Körper** und bezeichnen den Zustand, in welchem sie Wasser zwischen ihren kleinsten Theilchen enthalten, als **Imbibition**. Legen wir einen trockenen derartigen Körper in Wasser, so vergrößert sich sein Volumen mehr oder weniger und dabei ändert sich seine Consistenz: im trockenen Zustande hart und brüchig, wird er nunmehr weich und geschmeidig. Bei der Quellung eines organisirten Körpers dringt also das Imbibitionswasser nicht in präexistirende Hohlräume oder Poren ein; denn solche sind, wie uns die stärksten Vergrößerungen lehren, an den organisirten Körpern nicht vorhanden. Vielmehr ist das eindringende Wasser genöthigt, die kleinsten Theile des quellungsfähigen Körpers auseinanderzutreiben, wie ja eben aus der Volumenzunahme ohne Weiteres erkennbar ist. Dieser Vorgang ist daher etwas ganz anderes, als wenn Wasser in einen porösen nicht organisirten Körper eindringt, z. B. in eine poröse Thonplatte, wo das Wasser in sichtbare und unsichtbare kleine Hohlräume, die vorher mit Luft erfüllt waren, eintritt; dabei findet aber kein Auseinanderschieben der festen Theilchen statt, wie denn ja auch das Volumen des porösen Körpers dadurch nicht merkbar vergrößert wird.

Da die Lebensthätigkeiten der Pflanze an die Gegenwart von Wasser gebunden sind, und thatsächlich nur dann ausgeübt werden, wenn die organisirten Bestandtheile der Zelle in dem eben beschriebenen imbibirten Zustande sich befinden, so müssen wir annehmen, dass bei dem Zustandekommen der Lebensprocesse das imbibirte Wasser in den organisirten Körpern eine wichtige Rolle spielt, wenn wir hierbei auch das Wie noch nicht genügend übersehen können.

Um nun aber die Quellung der organisirten Körper uns vorstellen zu können, sind wir genöthigt, eine **Molecularstructur** derselben anzunehmen, die zwar gänzlich außer dem Bereiche optischer Wahrnehmbarkeit liegt und nur eine hypothetische Construction ist, auf die aber mit Nothwendigkeit aus den sinnlich wahrnehmbaren Erscheinungen zu schließen ist und welche uns zugleich für die Mechanik einer ganzen Reihe von Lebensthätigkeiten der Zelle eine befriedigende Vorstellung ermöglicht.

Bekanntlich hat sich auch die chemische und physikalische Forschung genöthigt gesehen, bezüglich der unsichtbaren feinsten Structur aller Körper die Existenz von Atomen vorauszusetzen, worunter wir die kleinsten untheilbaren Stoffmassen, an denen die chemischen Kräfte der Elemente haften, verstehen. In chemischen Verbindungen verschiedener Elemente sind zwei oder mehrere Atome in nähere Verbindung getreten, und diese kleinsten denkbaren Massen einer chemischen Verbindung nennt man Moleküle, die auch wieder zu Molekülverbindungen zusammen treten können; dieses sind also Zusammensetzungen mehrerer Atome. Die Annahme dieser chemischen Moleküle genügt aber zur Erklärung

der uns hier beschäftigenden Erscheinungen nicht. Es ist Naegeli's Verdienst, durch seine Micellartheorie das Verständniss des Verhaltens der organisirten Körper begründet zu haben. Wir sind hier genöthigt, Vereinigungen von Molekülen anzunehmen, welche in sehr großer Anzahl zu kleinen, noch immer mikroskopisch unsichtbaren Körperstückchen, Micellen nach Naegeli's Bezeichnung, verbunden sind. Es wird hieraus hinlänglich klar sein, dass der Begriff Micelle sich nicht mit dem chemischen Begriff Molekül oder Molekülverbindung deckt, dass er überhaupt kein chemischer Begriff ist. So besteht z. B. jede Micelle der Zellhaut aus vielen Cellulose-Molekülen; ja eine Micelle kann vielleicht sogar ein Gemenge verschiedener chemischer Verbindungen umfassen, wie z. B. mehrere organische Verbindungen und anorganische Salze, wie sie in vielen Zellhäuten zusammen auftreten.

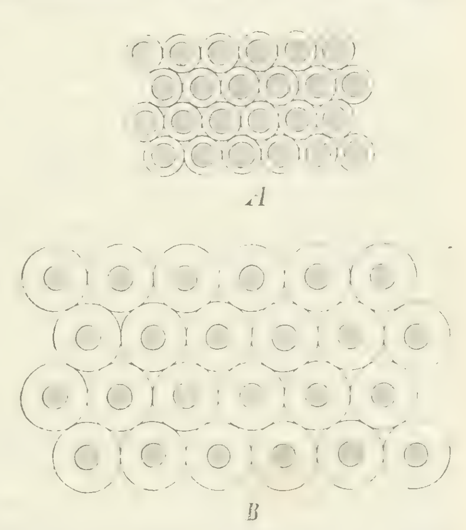


Fig. 167. Schema, nach welchem man sich die Zusammensetzung der organisirten Gebilde aus Micellen und deren Verhalten zu Wasser vorstellt. Die dunklen Kugeln bedeuten die aus fester Substanz bestehenden Micellen, die hellen Hüllen die Wasserhüllen um die Micellen; durch die Vergrößerung derselben in *B* wird die Quellung erklärlich.

Nach der Micellartheorie besteht jeder organisirte Körper aus solchen Micellen, welche nach den drei Raumrichtungen aneinandergelagert sind, und deren jede von einer Wasserhülle umgeben ist, deren Dicke wechselnd sein kann. Man kann sich dieses Gefüge und die damit zusammenhängenden Veränderungen durch Fig. 167 versinnlichen. Die Micellen eines Körpers ziehen sich gegenseitig mit einer gewissen Kraft an, wodurch sie im Zusammenhange bleiben und die Cohäsion des ganzen Körpers ihre Erklärung findet. Noch größere Anziehung aber als zwischen den Micellen unter einander besteht zwischen diesen und Wasser, so dass bei Gegenwart des letzteren sich Hüllen von Wasser um die Micellen lagern. Letztere, in einem trockenen Körper bis zum Berühren einander genähert, werden durch das allmählich eindringende Wasser wie durch einen Keil aus einander getrieben, und so kommt die Volumenzunahme des quellenden Körpers nach allen drei Raumdimensionen zu Stande. Zu einer Lösung aber kommt es nicht, weil die Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung in einem schnelleren Verhältniss abnimmt als die Anziehung der Micellen unter einander, sodass, wenn die Wasserhüllen eine gewisse, je nach Körpern ungleiche Mächtigkeit erlangt haben, ein Gleichgewichtszustand, die Grenze der Quellung erreicht wird. Umgekehrt rücken die Micellen, wenn Wasserverlust eintritt, wie z. B. durch

Verdunsten oder durch wasserentziehende Mittel, wieder näher aneinander und das Volumen des Körpers verkleinert sich wieder. Der Einfachheit wegen haben wir hier die Micellen von kugeliger Form angenommen. Aus gewissen Quellungserscheinungen und besonders wegen des Verhaltens der organisirten Gebilde zum polarisirten Lichte, worauf wir bei den optischen Eigenschaften der Pflanze eingehen werden, schließt NAEGELI auf eine krystallinische Form der Micellen, die mit ihren Achsen in bestimmten Richtungen stehen.

Ebenso gut, wie die um die Micellen sich lagernde Flüssigkeit als reines Wasser betrachtet wird, kann man sich darunter auch eine Lösung verschiedenartiger Stoffe in Wasser vorstellen, und damit treffen wir die thatsächlichen Verhältnisse in der Pflanze genauer. Wir begreifen, dass bei dieser Annahme mit Hülfe der Imbibition der organisirten Gebilde es auch sehr erleichtert wird, sich eine Vorstellung davon zu bilden, wie die gelösten Nährstoffe durch die Zellmembran und durch das Protoplasma eindringen und von Zelle zu Zelle weiter wandern können, desgleichen wie in das innere Gefüge eines organisirten Körpers neues Bildungsmaterial eingeführt werden kann, welches das Wachsen eines solchen Körpers von innen heraus (durch Intussusception), nicht durch Anlagerung von außen, ermöglicht.

Die verschiedenen organisirten Körper haben ein sehr ungleiches Imbibitionsvermögen, wie schon aus dem sehr ungleichen Grade hervorgeht, in welchem dieselben mit Wasser aufquellen. Selbst innerhalb eines und desselben Körpers wechseln oft wasserreichere und wasserärmere Partien mit einander ab. Es beruht darauf die Erscheinung der Schichtung der Zellmembranen und der Stärkemehlkörner, sowie die Streifung der Zellmembran. Diese Erscheinungen haben wir in der Zellenlehre näher behandelt (S. 77). Dass dieselben auf einem ungleichen Wassergehalte verschiedener Schichten des Körpers beruhen, ergiebt sich daraus, dass sie beim Austrocknen oder bei Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln, wie Alkohol, verschwinden oder undeutlich werden. In einer geschichteten Zellhaut haben wir uns also concentrische Schichten vorzustellen, welche abwechselnd wasserarm und wasserreicher sind. Bei der Streifung aber stehen solche Lamellen von abwechselnd geringerem und größerem Wassergehalte senkrecht zur Außen- und Innenfläche der Zellhaut. Wo Schichten und Streifen zusammen vorkommen, durchschneiden sie sich also wie Blätterdurchgänge eines Krystalles unter bestimmten Winkeln, und so ist dann die Zellhaut aus Würfeln oder Parallelepipeden ungleicher Dichte zusammengesetzt. Auch der Protoplasmakörper der Zelle zeigt in seinen einzelnen Theilen ungleiche Imbibition mit Wasser. Meistens ist das Protoplasma überhaupt sehr wasserreich und besitzt daher eine sehr weiche, bei höchstem Wassergehalt nahezu flüssige Consistenz; aber alle seine freien Oberflächen, also sowohl die nach außen gegen die Zellmembran als auch die gegen den Saftraum gelegene Seite, desgleichen die ganze Oberfläche abgesonderten Theilchen des Protoplasmas bilden eine sehr dünne Schicht dichterer, wasserärmerer

homogener Substanz, die **Hautschicht** oder das **Hyaloplasma**, wovon in der Zellenlehre bereits die Rede war. Um die gleichzeitige Existenz wasserreicher und wasserarmer Partien in einem organisirten Körper auf Grund der Micellentheorie verstehen zu können, denkt man sich die Micellen verschieden groß, so dass eine dichtere Substanz größere Micellen mit dünneren Wasserhüllen, eine minder dichte kleinere Micellen mit dickeren Wasserhüllen besitzen würde.

Die Imbibition mit Wasser hat an den organisirten Körpern gewisse Veränderungen im Gefolge. Es wurde schon der Gegensatz der harten und brüchigen Beschaffenheit im nicht imbibirten Zustande zu der Weichheit und Geschmeidigkeit im wasserdurchtränkten hervorgehoben, wie man an Blättern, Halmen, Moosen, Flechten etc. gewahr wird, wenn man sie im frischen und im trockenen Zustande vergleicht. Ferner steht mit der Imbibition die schon mehrmals erwähnte Volumenvergrößerung im Zusammenhange, die wir **Quellung** nennen, während umgekehrt der Verlust des Imbibitionswassers eine Volumenverminderung, ein Schwinden, zur Folge hat. Im Allgemeinen kann Quellen und Schwinden mit Wasser-Ein- und -Austritt an demselben Körper beliebig oft wechseln. Die verschiedenen organisirten Körper der Pflanzen sind sehr ungleich quellbar. Es giebt alle Abstufungen von nur geringer Volumenvergrößerung bis zu Quellungen, wobei ungeheure Wassermengen eingelagert werden, das Volumen um das Vielfältige des ursprünglichen sich vergrößert und der Körper eine gallert- oder schleimartige Consistenz annimmt.

1. Durch verschiedene äußere Einwirkungen wird eine **Zerstörung der Molecularstructur** hervorgebracht. Vorzugsweise sind dies Temperaturerhöhung, chemische Reagentien und energisch wasseranziehende Mittel.

a. Die **Temperatur** wirkt im Allgemeinen erst über 50° C. oder selbst erst über 60° C. verändernd auf den Molecularzustand, wobei es jedoch Bedingung ist, dass der betreffende Körper reichlich von Wasser durchdrungen ist. In einem durchtränkten Stärkekorn geht nach NÄGELI die dichte wasserarme Substanz erst bei 65° C., die wasserreichere aber schon bei 55° C. in Stärkekleister über, d. h. die Aufnahmsfähigkeit für Wasser und dem entsprechend das Volumen wird enorm gesteigert, während lufttrockene Stärkekörner bis fast 200° C. erhitzt werden müssen, ehe eine wesentliche Steigerung der Quellbarkeit eintritt, und wobei sie in Dextrin verwandelt werden. Die Protoplasmagebilde werden ähnlich wie die Eiweißstoffe, aus denen sie vorzugsweise bestehen, im wasserdurchtränkten Zustande schon zwischen 50° und 60° C. zur Gerinnung gebracht, also zum Unterschiede von der Stärke in der Quellungsfähigkeit und Verschiebbarkeit der Moleküle beeinträchtigt. Auch die Protoplasmagebilde ertragen lufttrocken weit höhere Temperaturen ohne Zerstörung ihrer Molecularstructur.

b. **Säuren** (besonders Schwefelsäure) bewirken an Stärkekörnern und Zellmembranen eine stärkere Quellung als reines Wasser. Je mehr die Säuren mit Wasser verdünnt sind, desto schwächer ist diese Wirkung, bei höherer Concentration der Säure tritt eine heftige Quellung an den genannten Körpern ein, wodurch sie in einen kleisterähnlichen Zustand übergeführt werden. Indessen sind hier wiederum die wasserreicheren Schichten der Wirkung am meisten unterworfen. Uebrigens hängt dies auch mit der chemischen Constitution der Zellhäute zusammen, indem die aus reiner Cellulose bestehenden Membranen und Membranschichten am meisten angegriffen werden (vergl. Fig. 168), verkorkte und cuticularisirte Schichten nur unmerklich sich verändern. Die protoplasmatischen Gebilde dagegen gerinnen durch Säuren ähnlich wie unter dem Einfluss der Hitze.

c. Kalilösung bringt an den Stärkekörnern eine ähnliche, durch starke Quellung sich anzeigende Zerstörung der Molecularstructur hervor, wie Schwefelsäure; auf Zellmembranen wirkt sie meist viel schwächer. Dagegen werden die protoplasmatischen Gebilde, besonders das Protoplasma und der Kern junger Zellen von Kalilauge verflüssigt; das Protoplasma älterer Zellen, sowie die Chlorophyllscheiben sind oft sehr resistent gegen Kalilauge. Auch die Krystalloide werden durch verdünnte Kalilauge zur Quellung gebracht, wobei oft Winkeländerungen eintreten, bei stärkerer Concentration aber gänzlich verkleistert.

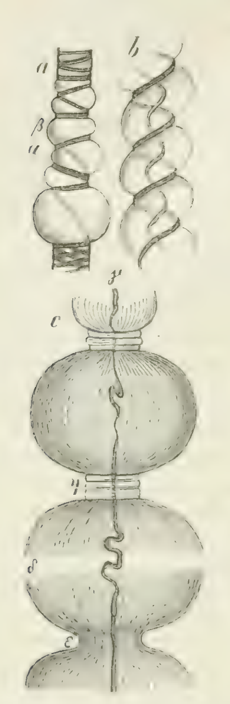


Fig. 168. Bastzellen aus dem Blatte von Hoja carnosa; bei *a* und *b* nach beginnender Einwirkung von Jod und verdünnter Schwefelsäure, wo die dunkelblau gefärbte, nicht quellende äußerste Membranschicht bei α und β in ein schraubiges Band zerreißt, zwischen welchem die quellbaren inneren Hautschichten hervorquellen. Bei *c* weiter fortgeschrittene Quellung mit den Einschnürungen ε und η durch die äußere Hautschicht; γ der Hohlraum der Zelle. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

Die Veränderung, welche die Molecularstructur der organisirten Gebilde durch die vorerwähnten Einflüsse erleidet, sucht Nägeli durch die Annahme einer Zertrümmerung der krystallinischen Micellen zu erklären. Bei den Stärkekörnern und Zellhäuten wird dadurch allerdings die Steigerung der Wasseraufnahme insofern begreiflich, als durch die Zertrümmerung der Moleküle die Zahl der wasseranziehenden Partikel vergrößert, die Größe derselben verringert wird, was mit einer Steigerung des Wassergehaltes verbunden sein muss. Auch verschwindet mit dieser Zerstörung der Molekularstructur die Wirkung auf polarisirtes Licht, welche nach Nägeli die Folge der krystallinischen Form der Micellen ist. Weniger leicht dürfte es bei den protoplasmatischen Gebilden sein, eine befriedigende Vorstellung von der Natur der Veränderung ihrer Molecularstructur zu gewinnen. Es kommt hinzu, dass bei diesen durch die Zerstörung der Molecularstructur auch auffallende Veränderungen ihrer Diffusionseigenschaften sich geltend machen. Es ist dabei gleichgültig, durch welchen Einfluss die Molecularstructur gestört worden ist, ob durch Frost oder durch Hitze oder durch chemische Mittel. Der Protoplasmasack, welcher die Zellen auskleidet und wegen seines Gerinnens sich mehr oder weniger contrahirt, lässt den Zellsaft, der in lebenden Zellen immer unter hohem Drucke steht, ausfiltriren, gleich als ob er poröser geworden wäre. Auch für viele in Wasser gelöste Stoffe, denen gegenüber das Protoplasma im normalen Zustande undurchlässig ist, wird es nach Zerstörung seiner Molecularstructur permeabel. Farbstoffe, sauer reagirende Verbindungen etc., welche in der normalen Zelle zurückgehalten bleiben, weil sie von dem Protoplasmasack nicht aufgenommen werden, diffundiren ungehindert durch so verändertes Protoplasma, wie man z. B. deutlich dann erkennt, wenn erfrorene oder durch Hitze getödtete farbstoffhaltige Zellen oder Gewebe im Wasser liegend ihren farbigen Saft ausfließen lassen, was lebende nicht thun.

2. Die Quellung der organisirten Körper durch Imbibition von Wasser erreicht in den meisten Fällen nur einen mäßigen Grad, wie es etwa bei der Quellung des Holzes allgemein bekannt ist. Schon die Holzzellmembranen nehmen durch Imbibition ziemlich viel Wasser auf. Wenn man, wie bei den Versuchen Godlewski's geschehen ist, das in den Lumina der Holzelemente enthaltene Wasser entfernt, so kann man das in den Membranen imbibirt vorhandene bestimmen. Dieses beträgt

bei Cornus alba 79,5—83,4, bei Prunus mahaleb 90,1—92,5 Procent. Viel stärkere Wassereinlagerung und in Folge dessen Volumenvergrößerung kommt bei den gallertartig quellbaren Zellmembranen vor, von denen in der Zellenlehre die Rede war, wie z. B. bei den in Wasser aufquellenden Verdickungsschichten der Samenschale des Leins und anderer Samen, bei den Gallerthüllen der Nostochaceen und anderer Algen, wo ein Gewichtstheil fester Substanz 200 und mehr Gewichtstheile Wasser aufzunehmen vermag. Bemerkenswerth ist, dass manche Zellmembranen nach verschiedenen Richtungen ungleiche Quellbarkeit zeigen. Dies ist besonders bei den Holzzellen der Fall, wie sich aus der ungleichen Ausdehnung des Holzes nach den verschiedenen Richtungen beim Quellen ergiebt. Am stärksten dehnt sich dasselbe aus in der Richtung parallel der Stammperipherie, schwächer in radialer, noch schwächer in longitudinaler Richtung, z. B. beim Fichtenholz nach den Verhältnissen 6,18 : 2,41 : 0,76. Daher ist in dem gleichen Maße auch die Contraction des Holzes beim Austrocknen ungleich; es erklärt sich daraus, dass Holzstämme oder Querscheiben solcher beim Austrocknen stets radiale Risse bekommen, die sich bei Wasseraufnahme wieder schließen.

Die Anziehung, welche die Micellen der organisirten Körper auf Wasser ausüben, und auf welcher die Quellung beruht, erfolgt mit großer Gewalt; es wird dabei lebendige Kraft erzeugt, wie man an den namhaften Druckwirkungen erkennt, welche sich dabei auf die Umgebung geltend machen. Bekannt ist, welche Effecte durch quellendes Holz erzielt werden, wie quellende Samen Steine zu heben vermögen etc. Die Stiele des Tanges Laminaria zeigen nach Reinke noch unter einem Drucke von 40 Atmosphären eine erhebliche Quellung. Daher kann imbibirtes Wasser auch nur durch hohe Druckkräfte ausgepresst werden; z. B. nach Reinke aus dem Laub von Laminaria, wenn es 170 Procent Wasser enthält, erst durch einen Druck von 16 Atmosphären, bei 93 Procent Wassergehalt erst bei einem Druck von 200 Atmosphären. Umgekehrt werden auch beim Verlust des Imbibitionswassers gewaltsame Contractionen vorher gequollener Membranen herbeigeführt, wie beim Werfen des Holzes in Folge von Austrocknung, sowie beim Aufspringen trockener kapselartiger Früchte und Sporangien zu bemerken ist. Bei der Wasseraufnahme in organisirte Körper wird nach Nägeli und Reinke auch eine beträchtliche Wärmemenge frei; lufttrockenes Stärkemehl erwärmt sich z. B. mit Wasser von gleicher Temperatur um 2—3° C. Man darf daher annehmen, dass das bei der Quellung eindringende Wasser sich verdichtet.

3. Traube's künstliche Zellen. Es giebt Häute aus leblosem Material, welche durch Intussusception neuer Moleküle zwischen die vorhandenen wachsen, darin also lebenden Zellhäuten gleichen und somit eine ebensolche Molecularstructur besitzen müssen wie diese. Solche künstlich wachsende Zellen erhält man nach Traube, wenn man mittelst eines Glasstabes einen dicken Tropfen einer Leimlösung, nachdem derselbe an der Luft eingetrocknet ist, in eine verdünnte Lösung von Gerbsäure eintaucht. In der Flüssigkeit entsteht am Umfange des Tropfens eine Leimlösung, welche aber sofort mit der umgebenden Gerbstofflösung eine Niederschlagsmembran von gerbsaurem Leim bildet in Form einer rings geschlossenen Haut. Das durch die letztere eindringende Wasser löst den Leim nach und nach auf; es bildet sich also innerhalb dieser künstlichen Zelle eine Lösung von größerer Concentration als die außen befindliche Gerbstofflösung. Es tritt also entsprechend der Concentrationsdifferenz der beiden Flüssigkeiten eine endosmotische Anziehung derselben ein, und die Haut wird gespannt. Durch den Druck des sich endosmotisch vergrößernden Zellinhaltes werden die Micellen der gedehnten Membran so weit von einander entfernt, dass ihre Zwischenräume die Moleküle der beiden Membranbildner durchlassen; diese müssen daselbst offenbar von Neuem in Wechselwirkung treten und die Entstehung neuer Membranmicellen veranlassen, die sich zwischen die vorhandenen einlagern. Es findet also ein wirkliches Wachsen der künstlichen Zellen statt, und zwar durch Intussusception, vermittelt durch die Dehnung der Haut, die ihrerseits durch die Endosmose verursacht wird. Traube kommt zu dem Schlusse, dass jeder Niederschlag, dessen Interstitien kleiner sind als die Moleküle seiner

Componenten, bei Berührung der Lösungen seiner Componenten Membranform annehmen muss. Wenn man nach Bildung solcher Membranen die eine Flüssigkeit durch eine Lösung eines anderen Körpers ersetzt, so beobachtet man je nach der Art des letzteren, dass die Membran für denselben durchlässig ist oder nicht. Man hat daher nach TRAUBE in der Durchgängigkeit der Niederschlagsmembran ein Mittel, die relative Größe der Moleküle verschiedener Lösungen zu bestimmen, eben weil nur solche Moleküle durch die Haut dringen können, welche kleiner sind als die Interstitien der Membran, also auch kleiner als die Moleküle der Membranbildner.

Das Wachsthum dieser künstlichen Zellen zeigt oft Erscheinungen, welche an das Wachsen vegetabilischer Körper lebhaft erinnern, jedoch nur einfache mechanische Ursachen haben. Wenn die Concentration des Inhaltes der künstlichen Zelle überall dieselbe ist, so bleibt auch die Haut überall gleich dick, und die Zelle behält Kugelform. Wenn der Inhalt sich allmählich verdünnt, so bilden sich verschieden dichte Lösungen, von denen die dichtere in Folge ihres größeren specifischen Gewichtes im unteren Theile der Zelle sich befindet, während der obere Theil eine verdünntere enthält. Dementsprechend wird oben die Haut dünner und mithin dehnbarer; sie wird also oben stärker ausgedehnt und wächst stärker, es treten aufwärts gerichtete Auswüchse hervor. Besonders kommen solche an pflanzliche Formen erinnernde Erscheinungen zu Stande, wenn man kleine Stücke von Kupferchlorid in eine verdünnte Lösung von Ferrocyankalium wirft. Es bildet sich auf Kosten des Wassers um dieselben ein grüner Tropfen, der an seiner Oberfläche mit einer dünnen braunen Niederschlagshaut von Ferrocyankupfer sich umkleidet, und zunächst noch festes Kupferchlorid umschließt, welches nach und nach durch das eindringende Wasser gelöst wird. Diese Zellen zeigen nun ein lebhaftes Wachsthum. Manche bleiben unter Erreichung eines Durchmessers von 1—2 cm rundlich, und bilden meist nur viele kleine warzenförmige Auswüchse. Andere wachsen in Form von unregelmäßigen Cylindern rasch aufwärts zu mehreren Centimeter Länge, wobei sie sich selten verzweigen. Es liegt jedoch bei diesen Ferrocyankupfer-Zellen nicht, wie TRAUBE annahm, ein Wachsen durch Intussusception vor; vielmehr fand SACHS, dass in Folge der Spannung eine Zerreißung der Haut stattfindet; aus dem Riss tritt sofort die grüne Lösung heraus, umhüllt sich aber auch momentan mit einer Niederschlagshaut, die bald als eingeschobenes Stück der vorigen, bald als Auswuchs erscheint, ein Vorgang, der sich so lange wiederholt, als noch Kupferchlorid in der Zelle sich befindet. Da die verdünnteren Theile der Lösung, die sich im oberen Theile der Zelle sammeln, ein geringeres specifisches Gewicht haben, so wirken sie aufwärts zerrend auf die Haut, und daraus erklärt sich das aufwärts gehende Wachsthumsstreben der künstlichen Zelle. Endlich kann die Flüssigkeit aber in der Zelle reines Wasser werden und dann lösen sich Stücke der Haut ab und steigen wie Luftballons empor, die unten nicht geschlossen sind. In ähnlicher Weise erklären sich auch die Aufwärtskrümmungen, welche mitunter solche künstliche Zellen, wenn sie horizontal gelegt worden sind, zeigen, und können also ihren Ursachen nach in keiner Weise mit den geotropischen Krümmungen wachsender Pflanzenzellen verglichen worden.

Literatur. NÄGELI und SCHWENDENER, Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig. 1877. pag. 396. — NÄGELI, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Zürich 1855. I. pag. 5. — Untersuchungen über die Stärkekörner. Zürich 1858. — Theorie der Gährung. München 1879. — JUNGK, in POGGENDORF's Annalen. 1865. pag. 292. — TRAUBE, Experimente zur Theorie der Zellbildung und Endosmose, in REICHERT's und DU BOIS Archiv für Anat. Phys. etc. 1867. pag. 87. — H. DE VRIES, Sur la perméabilité du protopl. des Betteraves. Archives néerlandaises 1871. — SACHS, Handbuch der Experimental-Physiologie. Leipzig 1865. pag. 398. — Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. pag. 636. — CRAMER, Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. 8. November 1869. — REINKE, Untersuchungen über die Quellung. HANSTEIN's Botan. Abhandl. IV. Heft 1. 1879. — PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. pag. 10. — GODLEWSKI, Ueber

die Imbibition des Holzes. Verhandl. d. poln. Gesellsch. der Naturforscher. Kosmos IX. 1885. Heft 7. pag. 312. — Schwendener, Ueber Quellung etc. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1887. pag. 659.

2. Kapitel.

Die Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde.

§ 37. Zu der eigenthümlichen Molecularstructur des Protoplasmas in naher Beziehung stehen die Bewegungserscheinungen, die an demselben zu beobachten sind. Diese Bewegungen sind eine Lebensäußerung des Protoplasmas, denn wir finden sie nur im lebenden Zustande desselben; mit dem Tode erlöschen sie. Da nun aber, wie wir im vorigen § gesehen haben, mit dem Tode des Protoplasmas eine Zerstörung seiner Molecularstructur eintritt, so ist es wahrscheinlich, dass die Bewegungserscheinungen desselben auch ein Ausfluss seiner eigenartigen Molecularstructur sind, wiewohl wir noch weit davon entfernt sind, eine genügende Erklärung der Protoplasmabewegungen aus der Molecularstructur ableiten zu können, indem uns ja die letztere selbst nur erst mangelhaft bekannt ist.

Wir haben es hier zu thun, erstens mit den Bewegungen des Protoplasmas innerhalb der Zellhaut, zweitens mit Bewegungen gewisser Einschlüsse des Protoplasmas, besonders der Chlorophyllkörper, welche durch Protoplasma in Bewegung gesetzt werden können, und drittens mit wirklichen Ortsbewegungen freilebender Protoplasmagebilde, besonders der Plasmodien, Schwärmsporen und Spermatozoiden.

Eine der anziehendsten Erscheinungen ist es, dass diese Bewegungen vielfach durch äußere Kräfte in ihrer Richtung beeinflusst werden, dass also z. B. Licht oder Schwerkraft als Reize auf diese pflanzlichen Gebilde wirken und die Richtung ihrer Bewegung bestimmen. Diese Organismen unterscheiden Licht und Schatten, Oben und Unten, und wir müssen ihnen daher eine Empfindung für diese Reizmittel zugestehen, auch wenn z. B. die Lichtstrahlen im Protoplasma nicht in der Weise wie in unserem Auge empfunden werden. Das Wesen dieser Reizbarkeit, d. h. die Art, wie diese Reize zur Perception kommen, ist eben noch ganz unbekannt; die Reaction auf dieselben ist uns allein erkennbar.

1. Bewegungen des Protoplasmas innerhalb der Zellhaut. In § 2 der Zellenlehre haben wir gesehen, dass wahrscheinlich ganz allgemein in allen Pflanzenzellen das Protoplasma im lebenden Zustande in Bewegungen begriffen ist, die wir als Strömung bezeichnen können. Das Aussehen und die Art dieser Bewegungen, die hauptsächlich in der Form der Rotation und der Circulation auftreten, haben wir schon an jener Stelle näher kennen gelernt, sodass sie als bekannt gelten können. Hier handelt es sich nur mehr um die Ursachen und um die Beeinflussung derselben durch äußere Bedingungen. Uebrigens dürfen wir uns über die wahre Größe dieser Bewegungen nicht täuschen, die

wir ja nur bei starken Vergrößerungen, durch welche sie mit vergrößert werden, beobachten. Die unter dem Mikroskope sehr rasch erscheinende Bewegung des Protoplasmas in den Blattzellen von Vallisneria erreicht nach HOFMEISTER in der Minute nur 1.56 mm, also ungefähr die absolute Geschwindigkeit, mit welcher sich die Spitze eines 1½ cm langen Stundenzeigers einer Taschenuhr bewegt.

Die eigentliche Ursache der Protoplasmaströmung ist völlig in Dunkel gehüllt. An Hypothesen, um sie zu erklären, hat es nicht gefehlt. Der Entdecker dieser Erscheinung, CORTI (1774), und nach ihm besonders BRUECKE, HEIDENHAIN, KUEHNE u. A. suchten in einer Contractilität der peripherischen Umkleidung des Protoplasmas die bewegende Ursache. Spätere Forscher wie namentlich DE BARY, M. SCHULTZE, SACHS, HOFMEISTER, VELTEN u. A. haben die Unbestimmtheit und die thatsächlich unrichtigen Voraussetzungen dieser Vorstellung nachgewiesen, zugleich aber auch auf gewisse Erscheinungen bei der Bewegung selbst aufmerksam gemacht, welche Schlüsse auf die Art der bewegenden Kräfte zulassen. Die Annahme einer Contractilität der peripherischen Umkleidung fällt schon deshalb weg, weil an strömenden Protoplasmafäden sehr oft auch die oberflächlichen Partien mit in Bewegung sich befinden. Eine Vergleichung mit der Blutbewegung im Gefäßsystem des Thierkörpers ist also ausgeschlossen. Als Stützpunkt der fortbewegenden Kraft kann auch der angrenzende Zellsaft nicht angesehen werden, da derselbe, wie die in ihm befindlichen feinen Körnchen erkennen lassen, leicht in eine mit dem Protoplasma gleichsinnige Bewegung versetzt wird. An der Protoplasmaströmung in den Plasmodien der Myxomyceten konnte DE BARY eine rückwärts um sich greifende Wirkung constatiren: wenn durch Einwirkung einer kleinen Menge kohlensauren Kalis ein Plasmodiumstück anschwillt und rapid Protuberanzen hervortreibt, so kommt eine rückwärts um sich greifende Strömung nach diesen Punkten hin, die gleichsam saugend wirken, in Gang. Doch deuten wieder andere Erscheinungen umgekehrt auf eine von hinten schiebende Kraft, wie z. B. das Ausfließen strömenden Protoplasmas in der Richtung des Stromes beim Aufschneiden der Zelle, oder die Erscheinung der Stauung, welche besonders in dem Winkel der Zellen von Vallisneria, Elodea etc., wo der Protoplasmastrom von der Längswand auf die Querwand übertritt, zu beobachten ist. Oft scheint in der Gestalt der Zelle eine richtende Ursache zu liegen, da die Rotationsbahn meist nach einer der Längsachse der Zelle parallelen Richtung strebt. Doch zeigt der Umstand, dass nicht alle Theile in einem und demselben Protoplasmakörper in Strömung sind und dass auch nicht alle bewegten Theile dauernd in Strömung bleiben, sowie dass eine Strömung sogar in die entgegengesetzte Richtung umschlagen kann, dass wechselnde innerliche Zustände des Protoplasmas die Bewegung auslösen müssen. Sehen wir von der unbegründeten Contractilitäts-Hypothese und von der durch AMICI ausgesprochenen ebenso willkürlichen Vermuthung ab, dass die Bewegungsursache in elektrischen Anziehungen und Abstoßungen liege, so stimmen alle neueren Forscher darin überein, dass

sie die Ursache in der Molecularstructur des Protoplasmas suchen. Es ist in der That bemerkenswerth, dass durch alle diejenigen äußeren Einwirkungen, welche die Molecularstructur des Protoplasmas zerstören (vergl. pag. 279), auch die Beweglichkeit des letzteren dauernd aufgehoben wird, während bei gewissen Einwirkungsgraden die Strömung zwar auch zum Stillstand kommen kann, aber nur vorübergehend, solange als die Einwirkung andauert, die dann aber auch nicht jene Zerstörung der Molecularstructur zur Folge hat.

Wie man die Protoplasmaströmung aus der Molecularstructur erklären soll, ist von den verschiedenen Autoren ungleich gedacht worden. Die Hofmeister'sche Theorie sieht die wesentlichste Ursache in einer Wasserbewegung, welche innerhalb des Protoplasmakörpers durch den Wechsel des Imbibitionsvermögens von Protoplasmatheilen entsteht. Indem eine Steigerung des Imbibitionsvermögens in der Richtung der Strombahn fortschreitet, während in den rückwärts gelegenen Partien die Wasseranziehung wieder relativ sinkt, kommt eine Wassercirculation zu Stande; neben derselben nimmt Hofmeister noch eine active Fortbewegung der Micellen an, bedingt durch die mit der Wasserabgabe verbundene Verkleinerung derselben. Sachs supponirt dreierlei verschiedene Anziehungen, welche in dem molecularen Bau des Protoplasmas spielen: die bestimmt geformten, nicht runden Moleküle des Protoplasmas haben eine große Anziehung zu Wasser und umgeben sich mit dicken Wasserhüllen; die Moleküle selbst haben eine gegenseitige Wasseranziehung, durch welche sie so nebeneinander zu liegen kommen, dass sie einander ihre kleinsten Durchmesser zukehren; aber außerdem sind die Moleküle mit richtenden Kräften begabt, vermöge deren sie ihre längsten Durchmesser einander zuzukehren suchen. Diese drei Anziehungen können in einer labilen Gleichgewichtslage gedacht werden, in welcher verhältnissmäßig viel Kraft als Spannung vorhanden ist, und welche durch den unbedeutendsten Anstoß (chemischer, thermischer, elektrischer oder mechanischer Art) an irgend einem Punkte gestört werden kann, wodurch nach und nach die gesammte Masse in strömende Bewegung versetzt werden muss. Diese Theorien lassen deutlich genug eine befriedigende Erkenntniss des treibenden Agens vermissen, doch ist etwas besseres bisher nicht an ihre Stelle gesetzt worden.

In der Beeinflussung der Protoplaströmung durch äußere Agentien zeigt sich der lebende Protoplasmakörper als ein empfindlicher Organismus, auf den äußere Eingriffe wie Reize wirken, gegen welche er in mannigfacher Weise reagirt. Bei Mangel an Sauerstoff, also z. B. in Wasserstoffgas oder anderen irrespirablen Gasen kommt die Protoplasmaströmung, gleich anderen Lebenserscheinungen, zum Stillstand. Nach Clark sistiren schon niedere Sauerstoffpressungen die Protoplasmabewegungen; der mindestens nöthige Druck schwankt zwischen 1,2 und 2,8 mm Quecksilberdruck. Mechanische Wirkungen, wie Druck oder Stoß, können, wenn sie nicht tödtlich wirken, die Bewegung vorübergehend sistiren. Beim Knicken oder Zerschneiden großer Zellen (Chara, Hydrocharis-Wurzelhaare) kann sich der Protoplasmakörper in zwei Partien sondern, ohne dass die Strömung in denselben aufgehoben wird. Bemerkenswerth ist, dass in manchen Fällen eine Protoplasmarotation in der Zelle sich erst in Folge der Präparation, wenn das Zellengewebe aus dem Verbande mit der Pflanze getrennt worden ist, einstellt, wie wir in der Zellenlehre z. B. bei Elodea kennen gelernt haben. Durch elektrische Einwirkungen werden erst mit der Steigerung des

elektrischen Stromes, ähnlich wie durch mechanische Eingriffe bis zur Tödtung gehende Erfolge erzielt. Sie wirken ebenfalls nur local und bestehen vorzüglich in Bewegungshemmungen, wobei Stauungen des andrängenden Protoplasmas, Abrundungsbestrebungen und Loslösungen von Protoplasmamassen die Folge sind. Von der Schwerkraft ist die Protoplasmaströmung unabhängig, denn sie bleibt sich in jeder beliebigen Richtung, welche die Zelle zur Verticale einnimmt, gleich; die Schwerkraft hat nur insofern Einfluss, als manchmal Stärkekörner, Chlorophyllkörper und andere relativ schwere Inhaltsbestandtheile der Zellen sich in Folge ihres eigenen Gewichtes an der jeweils nach unten gekehrten Zellwand vorwiegend ansammeln. Licht ist keine Bedingung der gewöhnlichen Protoplasmaströmung, denn dieselbe geht auch in dauernder tiefer Finsterniss fort, und wird auch bei farbiger Beleuchtung nicht wesentlich verändert. Auch zur ersten Auslösung der Bewegung bedarf es des Lichtes nicht, wie das Stattfinden derselben in Zellen etiolirter Organe beweist. Dagegen wirkt die Wärme sehr energisch als Reizmittel auf die Protoplasmaströmung. Denn die letztere hat ein Optimum der Temperatur, bei welchem sie die größte Geschwindigkeit zeigt, und verlangsamt sich bei Abkühlen oder Erwärmen bis zu einer unteren oder oberen Temperaturgrenze, wo die Bewegung stillsteht. Minimum, Optimum und Maximum fand Velten für Chara foetida bei 0° C., 38,1° C., 42,81° C., für Vallisneria bei 0—1° C., 38,75° C., 45° C., für Elodea bei 0° C., 36,25° C., 38,75° C., Sachs für die Haare von Cucurbita, Solanum Lycopersicum und Tradescantia bei 10—11° C., 30—40° C., 40—50° C. Wirken die Temperaturen, bei denen die Protoplasmaströmung aufhört, nicht zu lange auf die Zelle ein oder werden sie nicht zu weit überschritten, so kann bei Wiedererwärmung bezw. Abkühlung die Bewegung wiederkehren.

2. Bewegungen der Chlorophyllkörper. Sachs hatte die merkwürdige Erscheinung beobachtet, dass Blätter verschiedener Pflanzen im intensivsten Sonnenlichte hellgrün, im Schatten dunkelgrün erscheinen und dass man eine Art Lichtbild herstellen kann, wenn man z. B. einen dunklen Papierstreifen über ein von der Sonne beschienenes Blatt legt, welches dann nach Wegnahme des Papieres an der verdunkelten Stelle viel dunkler grün als an den besonnten Partien aussieht.

Die Ursache hiervon sind Bewegungen der Chlorophyllscheiben innerhalb der Zellen, welche zuerst von Boehm, Famintzin, Borodin beobachtet, dann nach ihren Formen und Ursachen besonders von mir und darnach von Stahl studirt worden sind. Am klarsten werden diese Bewegungen, wenn man chlorophyllhaltige Zellen von einfachsten Formen zur Beobachtung wählt, wie z. B. die aus einer einzigen Schicht oder aus wenigen Schichten regelmäßig geformter Zellen bestehenden Blätter der Moose, Farnprothallien, Blätter von Elodea, Laub von Lemna etc., wo die Zellen zwei einander parallele ziemlich breite Außenwände und dazu rechtwinklig stehende, je zwei Zellen von einander abgrenzende, meist schmälere Seitenwände besitzen. Es giebt nun zwei verschiedene Stellungen, in denen sich die Chlorophyllscheiben in einer solchen Zelle

befinden können. Unter normalen Bedingungen, d. h. bei einer mittleren Lichtintensität, bei günstiger Vegetationstemperatur und im unverletzten Zustande des Pflanzentheiles befinden sich die Chlorophyllscheiben sämmtlich oder doch in Mehrzahl an den beiden Außenwänden vertheilt, wobei sie also, wenn die Fläche des Pflanzentheiles dem Lichte zugekehrt ist, ihre größten Flächen den Lichtstrahlen zukehren und dabei einander selbst nicht im Lichte stehen (vergl. Fig. 169 A); diese Stellung ist von mir als Epistrophe, von Stahl als Flächenstellung bezeichnet worden. Aus dieser Anordnung können die Chlorophyllscheiben in eine andere übergehen: in die Apostrophe oder nach Stahl Profilstellung, indem sie die Außenwände vollständig oder größtentheils verlassen und sich auf die Seitenwände vertheilen, wo sie nun natürlich in der Richtung der Lichtstrahlen hinter einander stehen und den letzteren ihre kleinere Fläche zukehren (Fig. 169 *B* u. *C*). Als äußere Reize, welche diese Bewegung veranlassen, wirken erstens directes Sonnenlicht. Wenn die genannten Pflanzentheile der directen Sonne ausgesetzt werden, so ziehen sich die Chlorophyllscheiben oft schon nach 10 Minuten in die Profilstellung zurück. In den Blattzellen der Elodea ist diese Bewegung oft so rapid, dass die Chlorophyllscheiben, anstatt sich gleichmäßig auf die Seitenwände zu vertheilen, zu einem in der Mitte oder in einer Ecke der Zelle liegenden Klumpen sich zusammendrängen, gleichsam eine hinter der anderen Schutz vor dem zu grellen Licht suchend. Bei weniger energisch wirkendem Reize haben die Chlorophyllscheiben Zeit, sich gleichmäßig an den Seitenwänden in die Profilstellung zu begeben. In diesem Sinne wirkt namentlich Verdunkelung, durch welche oft schon während der Dauer einer Nacht Apostrophe eintritt; doch bedarf es bei manchen Objecten, z. B. bei Elodea,

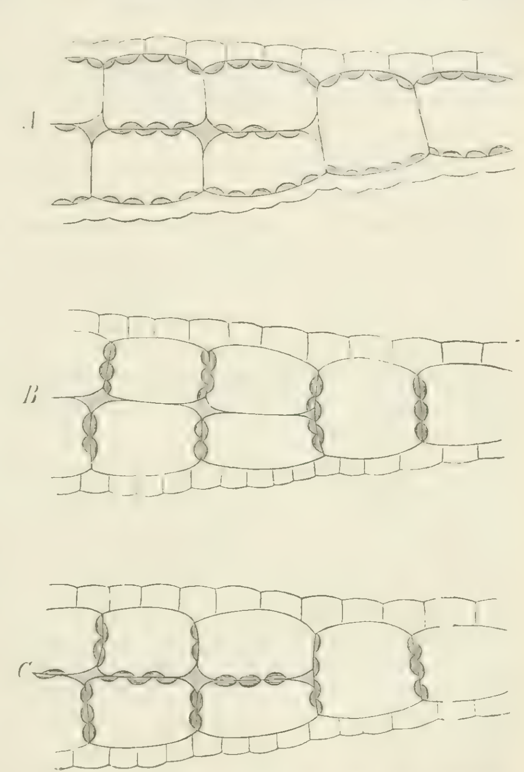


Fig. 169. Querschnitt durch das Laub von Lemna trisulca. *A* Stellung der Chlorophyllscheiben bei Tage, *B* im intensiven Licht, *C* Dunkelstellung. Nach Stahl.

mehrwöchentlicher Verdunkelung, ehe die Profilstellung annähernd erreicht ist. Bei Wiedereintritt der Beleuchtung kehren die Chlorophyllscheiben in die Epistrophe zurück. Unter den verschiedenen Lichtfarben haben die blauen, durch Kupferoxydammoniak gegangenen Strahlen die größte, die gelben und rothen der Kalibichromatlösung nur geringe Wirkung. Nächst den Lichtstrahlen wirkt die Wärme als Reizmittel auf die Bewegungen der Chlorophyllscheiben: Abkühlung auf nahe an 0° C. bringt trotz Beleuchtung Apostrophe hervor, und diese geht bei Wiedererwärmung in die Epistrophe über. Auch die Präparation bringt diese Veränderung hervor: an abgeschnittenen Stücken der genannten Pflanzentheile gehen die Chlorophyllscheiben schneller oder langsamer in die Profilstellung. Bei Elodea, Vallisneria etc. werden sie dabei von dem in Folge der Präparation entstehenden Rotationsstrom des Protoplasmas an den Seitenwänden aufgenommen und betheiligen sich an der Rotation (Fig. 10, S. 20). Apostrophe sah ich ferner bei unzureichender Turgescenz der Zellen, bei mangelnder Zufuhr von Sauerstoff, endlich auch von selbst im höheren Alter des Pflanzentheiles eintreten. Die Profilstellung der Chlorophyllscheiben ist also im Allgemeinen das Zeichen eines abnormen Vegetationszustandes und ungünstiger Vegetationsbedingungen der Zelle.

Das treibende Agens bei der Stellungsänderung der Chlorophyllscheiben liegt, wie schon Sachs vermuthete und ich näher bewiesen habe, in Bewegungen des Protoplasmas. Durch die erwähnten Reizmittel bilden sich, wie die directe Beobachtung lehrt, Protoplasmaströme aus, durch welche die Chlorophyllscheiben in gleitender Bewegung mitgerissen werden, weshalb denn auch in der Apostrophe eine deutliche Anhäufung von Protoplasma an den Seitenwänden zu constatiren ist.

Die Bedeutung dieser Bewegungen für die Pflanze ist am leichtesten zu durchschauen bei den Reactionen gegen verschieden intensives Licht. Bei schwacher Beleuchtung wird der Lichtquelle die größte Fläche der Chlorophyllscheibe zugekehrt, das Licht soviel wie möglich aufgefangen, bei sehr starker Beleuchtung dagegen wird derselben eine möglichst kleine Fläche dargeboten. Dieses Princip findet man überall, wo man darnach sucht, bestätigt und mit den verschiedensten Mitteln erreicht. So zeigen sich z. B. auch in dem Schwammparenchym der Blätter gewöhnlicher Landpflanzen, wenn die Zellen in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung betrachtet werden, im diffusen Lichte die Chlorophyllscheiben auf der ganzen dem Beobachter zugekehrten Seite der Zelle vertheilt, nach kurzer Besonnung dagegen auf den Seitenwänden in der Profilstellung, nach längerer Insolation sogar in den mit den seitlich benachbarten Zellen in Verbindung stehenden Fortsätzen vereinigt (vergl. Fig. 170). In den Palissadenzellen sind die Chlorophyllscheiben schon durch die natürliche Form der Zelle, durch welche sie gezwungen sind, an den langen Seitenwänden derselben stehen zu bleiben, vor intensiver Beleuchtung geschützt. Auch bei einfacher gebauten Pflanzen lässt sich dieses Princip constatiren. In den großen schlauchförmigen Zellen von Vaucheria und anderer Siphoneen sind die Chlorophyllscheiben gleichmäßig in dem protoplasmatischen Wandbeleg vertheilt; bei intensiver Beleuchtung kriechen sie in einzelne Haufen zusammen. In den zu langen Fäden vereinigten cylindrischen Zellen der Alge Mesocarpus hat der Chlorophyllkörper die Form eines axilen, die Zelle der Länge nach durchziehenden Chlorophyllbandes. Stahl beobachtete, dass, wenn diese Fäden rechtwinklig zu ihrer Längsaxe vom Lichte getroffen werden, die Chlorophyllplatte sich in allen Zellen so orientirt, dass sie ihre breite Oberfläche dem Lichte zukehrt, und sich immer wieder

in diese Richtung dreht, wenn man die Richtung der Fäden gegen das Licht verändert. Directes Sonnenlicht dagegen bewirkt eine Profilstellung, d. h. die Chlorophyllplatten kehren ihre eine Kante der Sonne zu, so dass ihre Ebene in die Richtung des Strahlenganges fällt. So wird auch die von mir beobachtete Orientirung der Chlorophyllscheiben verständlich, welche in den flächenförmigen Farnprothallien zu Stande kommt, wenn dieselben von diffusem Lichte von oben, aber sehr schief zu ihrer Fläche getroffen werden: ein Theil derselben steht an dem gewölbten oberen Vorderrande, ein anderer an dem ebenso gewölbten unteren Hinterrande der Zelle, indem diese beiden Stellen der Zellwand die einzigen sind, welche unter diesen Beleuchtungsverhältnissen rechtwinklig zu den Lichtstrahlen stehen, also Profilstellung ermöglichen.

Dasselbe Ziel, die Chlorophyllscheiben vor zu intensiver Beleuchtung zu schützen, wird auch erreicht durch die wahrscheinlich allgemein verbreitete, von Micheli entdeckte und von Stahl genauer beschriebene Erscheinung, dass die

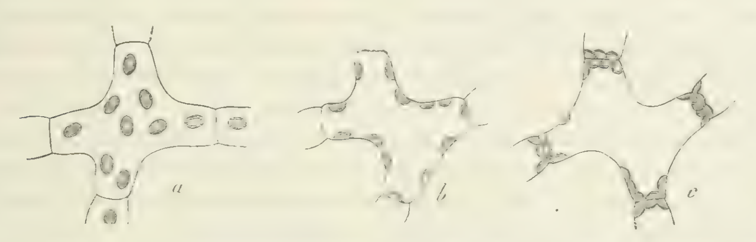


Fig. 170. Zellen aus dem Schwammparenchym des Blattes von Oxalis acetosella, in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung gesehen. *a* Stellung der Chlorophyllscheiben im diffusen Lichte, *b* nach kurzer Besonnung, *c* nach längerer Insolation. Nach Stahl.

Chlorophyllscheiben bei intensiver Beleuchtung ihren Durchmesser verkleinern und ihre Form verändern: bei diffusem Lichte als relativ dünne Scheiben unter der Zellhaut liegend und, weil sie sich fast berühren, polygonal sich abgrenzend, nehmen sie im directen Sonnenlichte mehr rundliche Formen an, wobei ihr größerer Durchmesser bis fast um ein Viertel kleiner wird und sie sich mehr von einander entfernen.

Auch auf einem dritten ganz anderen Wege erreicht die Pflanze in einigen Fällen dasselbe Ziel, nämlich die Profilstellung der Chlorophyllscheiben im intensiven Sonnenlichte, indem bei solcher Beleuchtung die ganzen Blätter eine andere Richtung, nämlich eine Profilstellung, in der sie der Sonne einen Rand zukehren, einnehmen, was wir jedoch erst bei den Bewegungen der Pflanzentheile genauer kennen lernen werden.

Welche Bedeutung die Apostrophe der Chlorophyllscheiben bei Nacht, bei niederer Temperatur etc. haben mag, ist weniger verständlich; doch könnten darin vielleicht auch gewisse Schutzvorkehrungen liegen.

3. Die Amöbenbewegung der Plasmodien, deren äußeres Aussehen wir ebenfalls aus der Zellenlehre her kennen, fällt bezüglich der Discussion ihrer Ursachen ganz mit der Protoplasmaströmung zusammen. Von ihr ist sie überhaupt nur durch Aeußerlichkeiten unterschieden, die darin begründet sind, dass die Plasmodien nicht in einer Zelle eingesperrt sind, wie das Protoplasma der gewöhnlichen Pflanzenzellen. Darum bedarf es auch nicht der Annahme besonderer anderer bewegender Kräfte als in jedem anderen Protoplasma, um die ortsverändernde Bewegung der Plasmodien begreiflich zu finden, denn sie ist immer nur eine Kriechbewegung auf einer dem strömenden Protoplasma als Stützpunkt dienenden Unterlage. So macht die Bewegung eines Plasmodiums

den Eindruck des unter dem Einfluss der Schwere erfolgenden Fließens eines dicken zähen Schleimes. Dies ist aber nur ein äußerer Schein, denn die Bewegung wird durch innere Kräfte getrieben, was besonders auch daran zu erkennen ist, dass verschiedene äußere Einflüsse als Reize wirken, welche die Bewegung mannigfach verändern. Für den Einfluss des Lichtes sind namentlich die gelben Plasmodien der sogenannten Lohblüthe (Aethalium septicum) reizbar, wie HOFMEISTER und BARANETZKY näher ermittelten. Wenn dieselben im Dunkeln auf die Oberfläche der Lohe hervorgekrochen sind, so verschwinden sie wieder von der Oberfläche, wenn sie beleuchtet werden, um bei abermaliger Verdunkelung wieder zum Vorschein zu kommen. Die lichtfliehende Bewegung zeigt sich auch darin, dass, wenn Plasmodien auf Glasplatten ausgebreitet sind, sie sich von denjenigen Stellen hinwegziehen, welche willkürlich einseitig beleuchtet werden und sich an den beschatteten sammeln. Diese Bewegung wird besonders durch die stärker brechbaren Strahlen des Spectrums beeinflusst. Wenn jedoch die Plasmodien reif geworden sind und zur Sporenbildung übergehen, so erscheinen sie auch bei starker Beleuchtung an der Oberfläche der Lohe, weil dort ihre Sporangienbildung erfolgen muss. Als eine Reizwirkung der Schwerkraft hat man nach ROSANOFF das merkwürdige Emporkriechen von Plasmodien an Pflanzenstengeln, an Blumentöpfen oder an feuchten Glasplatten, welche vertical in die Lohe gestellt worden, anzusehen, während STAHL hierin einen negativen Hydrotropismus, d. h. eine nur nach den trockeneren Stellen hin gerichtete Bewegung sieht. Uebrigens hat STAHL noch manche andere Reizwirkungen an den Plasmodien der Lohblüthe aufgefunden: so einen Rheotropismus, d. h. die Plasmodien kriechen auf Fließpapier, welches in den verschiedensten Richtungen liegen kann, immer einem darauf fließenden Wasserstrome entgegen; ferner einen positiven Hydrotropismus, d. h. jüngere Plasmodien ziehen sich bei ungleich feuchtem Substrat nach den feuchteren Stellen hin; endlich auch einen Trophotropismus, d. h. eine Bewegung nach einem nahrunggebenden Substrate hin, indem Lohaufguss oder Lohstückchen die Plasmodien anziehen, unabhängig von der Richtung zum Horizonte. Bei Ausschluss von Sauerstoff stehen, wie alle Protoplasmabewegungen, auch die der Plasmodien still; dabei kann unter geeigneten Bedingungen ein Auswandern des Protoplasmas in die den freien Luftzutritt noch genießenden Plasmodiumstränge stattfinden.

4. Die Schwärmbewegung der Schwärmsporen und Spermatozoiden. Wir wissen aus der Zellenlehre, dass die Schwärmsporen oder Zoosporen, welche die Fortpflanzungszellen vieler Algen und Pilze darstellen, und die Spermatozoiden oder Samenfäden, die als männliche Befruchtungselemente bei vielen Kryptogamen auftreten, mikroskopisch kleine und nackte, d. h. nicht von einer Zellhaut umkleidete Protoplasmagebilde sind, welche ähnlich wie Infusorien frei im Wasser herum schwärmen, und dass sie diese Locomotion gewissen Bewegungsorganen, den sogenannten Cilien verdanken (vergl. Fig. 4, S. 7). Die genauere

Beschreibung der Zoosporen und Spermatozoiden gehört in die Morphologie; hier mag nur erwähnt sein, dass die Cilien überaus feine Fäden sind, welche man selbst mit den stärksten Vergrößerungen nur schwer sehen kann; die meisten Schwärmsporen haben zwei lange fadenförmige Cilien, welche an dem vorderen spitzeren und bei den grün gefärbten Zoosporen meist farblosen Ende des ungefähr eiförmigen Körpers sitzen; die Chytridiaceen haben nur eine fadenförmige Cilie, welche wie ein Ruder am Hinterende sitzt; wieder andere Zoosporen und Spermatozoiden besitzen zahlreiche Cilien, welche bald wie ein Kranz am Vorderende, bald an anderen Stellen inserirt sind; und die Schwärmspore von Vaucheria ist mit unzähligen aber sehr kurzen Flimmern wie mit einem feinen Sammet bedeckt. Das einzige, was man an den Cilien beobachtet, ist eine sehr lebhafte vibrirende Bewegung, die bei den langen fadenförmigen Cilien mit der Bewegungsweise einer schwingenden Peitschenschnur zu vergleichen ist. Wie die Bewegungen der Cilien zu Stande kommen, ist unbekannt; die Annahme Hofmeister's, dass sie auf raschem Wechsel der Imbibition dieser feinen Protoplasmafäden und auf der damit verbundenen Contraction und Expansion derselben beruhen, dürfte wohl der Wahrheit am nächsten kommen. Jedenfalls resultirt aus den Bewegungen der Cilien diejenige des ganzen Körpers; wir können uns etwa denken, dass dieselben nach Art von Ruderschlägen die forttreibende Kraft gewinnen, wiewohl je nach der mannigfaltigen Anordnung dieser kleinen Bewegungsorgane und nach der Form des ganzen Körpers verwickelte mechanische Probleme bestehen mögen, die wir noch nicht genau übersehen können. Den Cilien werden wir somit auch die Reizbarkeit für die verschiedenen äußeren Einwirkungen, welche die Bewegungen beeinflussen, zuschreiben müssen. Die thatsächliche resultirende Bewegung ist im Allgemeinen eine in geraden Bahnen fortschreitende, womit eine Drehung des Körpers um die eigene Axe verbunden ist; die Bewegung gleicht also derjenigen eines Geschosses, welches aus einem gezogenen Laufe abgefeuert worden ist. Gewöhnlich geht das cilientragende Ende voran; doch können z. B. die Schwärmer von Ulothrix auch rückwärts gehen, und dann drehen sie sich auch in entgegengesetzter Richtung; diese Umkehr geschieht, wenn sie an einem Hinderniss anprallen; sie drehen sich dann einige Zeit auf einem Fleck, stehen still und gehen ohne Wendung des Körpers zurück; doch wird die rückläufige Bewegung bald wieder mit der gewöhnlichen vertauscht. Die Schwärmzellen verschiedener Pflanzen und sogar diejenigen derselben Pflanze bewegen sich unter gleichen äußeren Bedingungen ungleich schnell. Doch ist auch bei diesen Gebilden die absolute Geschwindigkeit eine geringe; ohne Vergrößerung würde man, auch wenn die Schwärmer deutlich wären, ihre Bewegung wegen der Langsamkeit nicht sehen; sie brauchen meistens etwa eine Stunde, die flinkesten $^1/_4$ Stunde, um den Weg von 1 Fuß zu durchlaufen; die schnellsten legen also während 1 Secunde einen Raum, der $2^1/_2$mal so groß als ihr Durchmesser ist, zurück.

Ziemlich genau ist die merkwürdige Reizbarkeit der Schwärmsporen

für das Licht untersucht worden. Man darf sich dabei jedoch nicht durch eine andere, von SACHS erkannte, vom Lichte unabhängige Erscheinung täuschen lassen, indem nämlich durch Erwärmung und Abkühlung im Wasser Strömungen erzeugt werden, durch welche die Schwärmsporen passiv mitgeführt und zu bestimmten Ansammlungen vereinigt werden. Wenn Wasser, welches durch Schwärmsporen grün gefärbt ist, in einem flachen Teller, in einem geheizten Zimmer nahe am Fenster steht, so treten in Folge dieser Strömungen Ansammlungen der Schwärmer an dem dem Fenster zu- und an dem demselben abgekehrten Rande des Tellers ein. Selbst in einem gleichmäßig erwärmten Zimmer bilden sich in solchem Wasser Strömungen, welche mit der Abkühlung der Wasseroberfläche durch Verdunstung zusammenhängen und eigenthümliche Ansammlung der Schwärmer an der ganzen Oberfläche in Form von Tupfen oder Wolken etc. hervorrufen. Die Schwärmsporen sind nun aber auch für das Licht empfindlich, phototaktisch. Sie schlagen in ihren Bewegungen bei Beleuchtung eine bestimmte Richtung ein, und zwar so, dass sie dabei entweder der Lichtquelle entgegenschwimmen oder dieselbe fliehen. Diese Erscheinungen sind besonders von STAHL und STRASBURGER näher untersucht worden, denen das Folgende entlehnt ist. Hat man Schwärmsporen in einem Wassertropfen oder in größerer Menge in einem mit Wasser gefüllten Teller und lässt man das Licht einseitig darauf fallen, etwa in einem Zimmer von einem Fenster her, so sammeln sich die Schwärmer der meisten Algen in wenigen Minuten an dem Lichtrande des Wassers. Dreht man das Präparat um, so verlassen alle noch beweglichen Zoosporen den jetzt vom Lichte abgekehrten Rand und eilen dem nunmehrigen Lichtrande zu; sie sind also positiv phototaktisch. Doch sind die Schwärmer mancher Algen, z. B. bei Ulothrix, von ungleichem Verhalten; während die meisten dem Lichtrande zueilen, bewegen sich andere ebenso rasch in entgegengesetzter Richtung und sammeln sich an dem der Lichtquelle abgekehrten Rande, sind also negativ phototaktisch. Merkwürdiger Weise kann die Reizbarkeit auch wechseln, indem einige der Schwärmer plötzlich den Rand verlassen und geradeaus nach dem anderen Rande hineilen. Bei diesem Wechsel kann übrigens die Lichtintensität eine wichtige Rolle spielen; im Allgemeinen schwimmen solche Schwärmer bei geringer Helligkeit der Lichtquelle zu, bei starker Intensität fliehen sie dieselbe. Im Dunkeln ist die Bewegung der Schwärmer ohne bestimmtes Ziel, sie bewegen sich hier nach allen Richtungen in krummen Bahnen. Die Helligkeit, bei welcher die phototaktische Wirkung eintritt, ist je nach Arten ziemlich ungleich. Auf die meisten nicht grünen Schwärmsporen (der Pilze), sowie auf die ebenfalls farblosen Spermatozoiden ist das Licht ohne Wirkung. Die stark brechbare, vorwiegend blaue Hälfte des Spectrums wirkt dem gewöhnlichen weißen Tageslichte gleich, während das durch Kalibichromatlösung gegangene rothe, gelbe und grüne Licht auf die Schwärmsporen gar nicht reagirt.

Die Temperatur beeinflusst die Bewegung der Schwärmer erstens

insofern, als Erwärmung auf etwa 30° C. dieselbe sistirt und auch Abkühlung, z. B. auf 6° C., bei Botrydium dasselbe zur Folge hat; doch bewegen sich die Schwärmer von Ulothrix, Haematococcus und anderer Algen noch bei 0° C. Nach STRASBURGER erhöht aber Temperatursteigerung auch die Lichtstimmung der Schwärmer, indem negativ phototaktische mit Erhöhung der Wärme positiv phototaktisch werden können.

Beschränkte Luftzufuhr, also Mangel an Sauerstoff kann nach STRASBURGER ebenfalls die Lichtstimmung erhöhen, indem die Schwärmer dann begieriger dem Lichte zueilen. Uebrigens bringt nach CLARK Ausschluss von Sauerstoff auch die Bewegung dieser Organismen zum Stillstand.

Nach FRANK-SCHWARZ werden die grünen Schwärmer von Euglena und Clamydomonas auch von der Schwerkraft beeinflusst, sie sind negativ geotaktisch, denn sie steigen auch in der Dunkelheit im Wasser aufwärts, während diese Bewegung bei niederer Temperatur vereitelt wird und an getödteten Schwärmern überhaupt nicht eintritt.

Auch ein Aërotropismus ist vorhanden, insofern als nach ADERHOLD Euglena bei einseitigem Luftzutritt positiv aërotrop sich verhält.

Endlich hat PFEFFER gezeigt, dass die Spermatozoiden der Gefäßkryptogamen von chemischen Reizen in ihren Bewegungsrichtungen beeinflusst werden, dass sie chemotaktisch sind, was er dadurch nachwies, dass er Lösungen gewisser Stoffe, welche in offenen Capillaren enthalten waren, den Spermatozoiden einseitig darbot, worauf die letzteren von den Lösungen angelockt wurden und in sie eindrangen oder dies nicht thaten. Es lässt sich daraus auch schließen, durch welche Stoffe die Spermatozoiden bei ihrem Eindringen in die weiblichen Geschlechtsorgane angelockt werden. Unter vielen geprüften Verbindungen wurde als das specifische Reizmittel für die Farn-Spermatozoiden nur die Apfelsäure im freien oder gebundenen Zustande gefunden. Der Reiz beginnt, wenn in der Capillare eine Säurelösung von 0,001 % enthalten ist; andererseits wirken sehr concentrirte Lösungen abstoßend, ebenso saure und alkalische Flüssigkeiten. Dagegen dringen Samenfäden in Traganthschleim oder Gelatine ein, wenn dieselben Apfelsäure enthalten. Auch gegen Concentrationsunterschiede reagiren dieselben: wenn außerhalb und innerhalb der Capillaren Apfelsäurelösung vorhanden ist, so findet das Eindringen in die Capillarflüssigkeit nur dann statt, wenn die letztere die 30fache Concentration der Außenflüssigkeit besitzt. Auch für Selaginella erwies sich Apfelsäure als das Reizmittel; für die Spermatozoiden der Laubmoose ist es Rohrzucker; bei Marsilia, wo Apfelsäure wirkungslos blieb, konnte das Reizmittel nicht entdeckt werden.

Es giebt noch andere Ortsbewegungen bei niederen Kryptogamen, wo keine schwingenden Cilien betheiligt sind und die Bewegungsursache noch ganz in Dunkel gehüllt ist. Es sind dies folgende:

Die Bewegung der Diatomaceen, einzelliger, mit verkieselter Membran versehener Algen, besteht in einem Vor- und Rückwärtsgleiten ohne Axendrehung, wobei die Zelle mit einer Längsseite ganz oder theilweise dem Substrat aufliegt.

Da man adhärirende Partikel von Carmin oder Indigo an der freien Oberfläche der Zellen fortgeschoben werden sieht, während die letzteren sich bewegen oder an einem Hindernisse stehen bleiben, so muss die Ursache der Fortschiebung dieser Organismen eine bewegende Kraft sein, welche an der Oberfläche derselben Körnchen zu verschieben vermag. Ob diese Kraft gewonnen wird durch hervortretende feine Protoplasmafäden, oder durch einen aus dem Inneren hervorgetriebenen Wasserstrom oder durch aus endosmotischen Processen entstehende Wasserbewegungen, liegt noch gänzlich auf dem Gebiete der Hypothese. Manche Diatomaceen sind positiv phototaktisch; nach Engelmann sind sie dies aber in sauerstoffhaltigem Wasser nicht; ihre Lichtstimmung tritt erst ein bei Mangel an Sauerstoff, wobei sie am lebhaftesten im Roth auf Kosten des bei der Assimilation gebildeten Sauerstoffs sich bewegen.

Die Bewegung der Oscillariaceen besteht darin, dass die Fäden dieser Algen im Wasser vor- und rückwärts gleiten und dabei Drehungen um ihre Längsaxe ausführen; auf einem feuchten Substrat weichen sie strahlenförmig auseinander, weil der nach außen zielenden Bewegung geringere Widerstände als der nach innen gerichteten entgegenstehen. Auch an der Oberfläche dieser Organismen werden bei der Bewegung feine Körnchen verschoben, und die Art dieser Kraft ist hier ebenso wenig bekannt. Bezüglich der phototaktischen Reizung fand hier Engelmann dasselbe, wie bei den Diatomaceen. Nach Aderhold sind sowohl Oscillariaceen wie Diatomaceen unempfindlich gegen Schwerkraft und einseitigen Luftzutritt.

Die Bewegung der Desmidiaceen ist von Stahl genauer untersucht worden. Manche dieser einzelligen grünen Algen, besonders Pleurotaenium, versetzen sich bei mäßiger Beleuchtung in eine Richtung, in welcher die Zelle, indem sie mit einem Ende festsitzt, ihre Hauptaxe parallel zur Richtung der einfallenden Strahlen stellt, während im intensiven Lichte Closterium und Pleurotaenium sich zur Lichtrichtung rechtwinklig orientiren. Außerdem nähert sich Closterium moniliforme dem Lichte dadurch, dass die mit einer Spitze dem Substrate aufsitzenden länglichen Zellen sich fortbewegen durch Ueberschlagen wie ein Stab, der so fortgeschleudert wird, dass er abwechselnd bald auf diese, bald auf jene Spitze zu stehen kommt, wobei die Zelle mit jedem Ueberschlagen um eine Körperlänge der Lichtquelle näher rückt. Pleurotaenium nähert sich dagegen nach Aderhold dem Lichte einfach dadurch, dass das mit dem Substrat verbundene Ende weiter rutscht.

Die Bewegungen der Spaltpilze sind freie Schwimmbewegungen innerhalb des Wassers, bald geradeaus, bald abwechselnd vor- und rückwärts schreitend, wobei in einigen Fällen auch Axendrehungen erkannt werden können. Die Bewegung dürfte also derjenigen der Schwärmsporen verwandt sein; auch sind an einigen der größeren Spaltpilzformen Cilien gesehen worden; in den meisten Fällen sind solche Organe jedoch bei diesen ohnehin ungemein kleinen Gebilden nicht zu erkennen. An den roth gefärbten Purpurbacterien Bacterium photometricum beobachtete Engelmann, dass das Licht die Schnelligkeit der Bewegung beeinflusst, Dunkelheit Starre hervorbringt, und dass sich diese Bacterien mit den Farben des Spectrums beleuchtet massenhaft im Ultraroth sammeln. An Bacterien hat Pfeffer chemotaktische Reizbarkeit gegenüber sehr verschiedenen Substanzen constatirt, wenn dieselben ungleich um den Körper vertheilt sind. Es giebt alle Abstufungen von hoher Empfindlichkeit bis zu völliger Unempfindlichkeit. Die positive chemotaktische Reizbarkeit ist offenbar für diese Organismen vortheilhaft, um sie zu guten Nährmitteln zu führen; denn im Allgemeinen haben diese die stärksten Wirkungen; so besonders Kalisalze, Pepton, schwächere Kohlenhydrate, während Glycerin wirkungslos ist; jedoch stehen Reizwerth und Nährwerth in keiner bestimmten Beziehung zu einander. Andererseits veranlasst die repulsive Reizwirkung öfters ein Meiden schädlicher Medien; so wirken Alkohol, alkalische Reaction sowie Steigerung der Concentration einer Lösung in diesem Sinne. Auch kann ein und derselbe Stoff verschiedenen Organismen gegenüber verschieden wirken. Die Reizung veranlasst eine bestimmte Richtung der Körperaxe, wodurch der Organismus in Folge seiner üblichen Bewegungsthätigkeit gegen das Reizmittel hin oder von diesem hinweg bewegt wird.

Literatur. Göppert und Cohn, Botan. Zeitg. 1849. pag. 666. — Hofmeister, Flora 1865. pag. 7, und Pflanzenzelle. Leipzig 1867. pag. 63. — Nägeli, Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge zur wissensch. Botanik. Heft 2. 1860. — de Bary, Flora 1862 und die Mycetozoen. Leipzig 1864. — Brücke, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1862. pag. 36. — Heidenhain, Studien des physiol. Inst. Breslau 1863. II. pag. 60. — Kühne, Das Protoplasma. Leipzig 1864. — M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Leipzig 1863. — Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 454. — Emulsionsfiguren und Gruppirung der Schwärmsporen in Wasser. Flora 1876. — Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. Leipzig 1874. pag. 265. — Cienkowski, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. III. — Baranetzky, Influence de la lumière sur les Plasmodia des Myxomycètes. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. T. XIX. 1876. — Velten, Einwirkung der Temperatur auf Protoplasmabewegung. Flora 1876. Nr. 12. — Rosanoff, Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. T. XIV. 1869. — Böhm, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1856. pag. 479 und 1859. pag. 453. — Micheli, Archiv. d. scienc. d. Bibl. univers. de Genève. 1876. pag. 26. — Famintzin, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IV. pag. 45. — Borodin, Mélanges biologiques de St. Pétersbourg. 1869. pag. 50. — Frank, Die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner etc. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. 1872 und Bot. Zeitg. 1871. Nr. 14. — Stahl, Botanische Zeitg. 1880, und Verhandl. d. med. phys. Ges. Würzburg 1879. — Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitg. 1884. Nr. 25. — Moore, The Influence of Light upon Protoplasmic Movement. Journ. Lin. Soc. London. 1888. pag. 200. — Dehnecke, Flora 1881. Nr. 1. — Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878. — Engelmann, Licht- und Farbenperception niederer Organismen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol. XXIX. 1882. Heft 7. pag. 387 und XXX. pag. 95. — Die Purpurbacterien und ihre Beziehung zum Licht. Bot. Zeitg. 1888. pag. 661. — Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Berichte d. deutsch. bot. Ges. I. 1883. pag. 525. — Frank-Schwarz, Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegung der Euglenen und Chlamydomonaden. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 51. — Aderhold, Beitrag zur Kenntniss der richtenden Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. 1888. pag. 310. — Clark, Ueber den Einfluss niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasma. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 273. — Pfeffer, Ueber chemotaktische Bewegungen von Bacterien etc. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen II. 1888. pag. 582.

Weitere Literatur-Details in Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. II. pag. 359—401.

3. Kapitel.

Diosmose und Turgor der Pflanzenzellen.

§ 38. Da die Zellmembran und das Protoplasma imbibitionsfähig für Wasser sind, so muss zwischen Flüssigkeiten, welche durch diese Körper getrennt sind, wie es ja bei dem Bau der Zelle und des Zellgewebes der Pflanze zutrifft, die Erscheinung der Diosmose eintreten.

Wenn man ein offenes weites Glasrohr an der unteren Oeffnung mit einer imbibitionsfähigen Membran, z. B. mit einer organischen Haut verschließt, in das Rohr eine Salzlösung gießt und dasselbe in reines Wasser taucht, so dringt das letztere als Imbibitionswasser in die Haut ein und wird von den Salzmolekülen der Lösung im Rohr angezogen, so dass ein Wasserstrom durch die Haut geht und eine Volumenvermehrung der im Innern des Glasrohres befindlichen Flüssigkeit, die

dadurch verdünnter wird, hervorbringt. Wir haben hier das einfachste Schema dieser Erscheinungen vor uns, welches die Physik Endosmose nennt, insofern man eine bestimmte der beiden getrennten Flüssigkeiten als innen, die andere als außen befindlich bezeichnet. Gewöhnlich findet unter diesen Umständen auch Exosmose statt, sobald nämlich die das Rohr verschließende Haut im Stande ist, auch die Salzlösung zu imbibiren, die dann von dem äußeren Wasser angezogen wird und in dieses hinaus diffundirt, allerdings in geringerem Maße als der umgekehrte Diffusionsstrom sich bewegt. Da es oft willkürlich und je nach den gegebenen Umständen wechselnd ist, was man außen und innen nennen soll, wenn zwei verschiedene Flüssigkeiten durch eine imbibitionsfähige Membran getrennt sind, so zieht man oft vor, die Erscheinung überhaupt als Diosmose oder Osmose zu bezeichnen.

Von Bedeutung sind also bei der Diosmose die beiden Punkte: erstens ob die Haut nur für Wasser oder auch für den im Wasser gelösten Stoff durchdringbar ist, und zweitens mit welcher Gewalt das Wasser auf der einen Seite und die gelöste Substanz auf der anderen Seite der Haut einander anziehen. Bezüglich des ersten Punktes sind beide Fälle denkbar: wenn also die Haut nur für Wasser durchdringbar ist, so genügt dies schon, um Diosmose hervorzurufen, die dann nur in einer Richtung durch die Membran geht, und wobei die gelöste Substanz auf der anderen Seite der Membran zurückgehalten wird. Nur eine weitere Modification dieses Falles ist es, wenn man statt des auf der einen Seite gegebenen reinen Wassers eine sehr verdünnte Lösung einer oder mehrerer leicht durch die Haut diosmirender Substanzen annimmt. Gerade diese Fälle entsprechen nun den gewöhnlichen thatsächlichen Verhältnissen, unter denen die Pflanzenzellen sich befinden.

Der diosmotische Apparat, den eine Pflanzenzelle darstellt, wird uns sofort verständlich, wenn wir das gewöhnliche Schema einer safterfüllten Zelle, wie es uns aus der Zellenlehre bekannt ist, zu Grunde legen, was durch die Betrachtung der Fig. 171 erleichtert werden wird. Eine solche Zelle hat man sich vorzustellen als eine allseitig geschlossene Blase mit doppelten Wänden: die äußere Wandschicht ist die aus Zellstoff bestehende Zellhaut, die innere ihr dicht anliegende zweite Wandschicht wird von dem Protoplasma gebildet; der innere Hohlraum ist mit Lösungen verschiedener vegetabilischer Stoffe (Zucker, Amiden, Pflanzensäuren, Salzen, Farbstoffen) gefüllt, die den Zellsaft darstellen. Während nun die äußere Wandschicht, die Zellhaut, sowohl für reines Wasser als auch für die meisten hier in Betracht kommenden Lösungen mit Leichtigkeit durchdringbar ist, hat die zweite Wandschicht, das Protoplasma, hierbei einen ganz anderen Charakter: es ist für Wasser durchdringbar, lässt aber die meisten der im Zellsafte enthaltenen Lösungen nur schwer oder gar nicht durch sich hindurch filtriren. Wenn solche Zellen im lebenden, unverletzten Zustande im Wasser liegen, so diffundirt von den in ihnen eingeschlossenen Lösungen oft keine bemerkbare Menge heraus. Aus mancherlei Wahrnehmungen können wir schließen, dass hieran nur das

Protoplasma schuld ist, indem jene im Zellsafte gelösten Stoffe schon an dem Eindringen ins Protoplasma gehindert werden. Wenn nämlich gelöste Farbstoffe im Zellsafte vorhanden sind, so würde bei der großen Tinctionsfähigkeit für Farbstoffe, die der protoplasmatischen Substanz als solcher eigen ist, eine intensive Farbenspeicherung des Protoplasmas zu erwarten sein, während wir hierbei doch das letztere völlig farblos sehen. Und in Zellen, welche in ihrem Safte freie Säuren oder saure Salze gelöst enthalten, müssten die in dem Protoplasma befindlichen Chlorophyllscheiben eine Zerstörung ihres Farbstoffes erleiden, wenn jene Stoffe in das Protoplasma eindrängen, wovon aber die Beobachtung ebenfalls nichts zeigt. Indessen sind diese Filtrationswiderstände nur eine Eigenschaft des lebenden Protoplasmas; mit dem Tode und der damit verbundenen Zerstörung der Molecularstructur tritt auch der Verlust dieser Fähigkeit ein, weshalb denn auch an durch Frost oder Hitze getödteten Zellen die eben erwähnten im lebenden Zustande nicht zu beobachtenden Erscheinungen wirklich eintreten. Dahingegen lässt das Protoplasma reines Wasser oder sehr verdünnte Lösungen von Salzen, wie sie in den irdischen Gewässern und in der Feuchtigkeit des Bodens vorliegen, unzweifelhaft durch sich hindurch filtriren, wenn sie von außen an die Zelle herantreten. Es wird hieraus klar geworden sein, dass vorzugsweise dem Protoplasma bei dem Spiel der Diosmose in den Zellen die entscheidende Rolle zufällt.

Nach dem Vorstehenden ist es auch leicht begreiflich, dass alle Aufnahme von Nährstoffen in die Pflanze, sowie die Wanderung von Stoffen innerhalb derselben und ihre Anhäufung in bestimmten Organen, auf diosmotischen Vorgängen beruhen. Für die Aufsaugung des Wassers und der in dem Wasser gelösten Nährsalze kann ohne Weiteres die soeben erläuterte diosmotische Thätigkeit einer Zelle als Bild dienen, wenn wir uns die Epidermiszellen und Wurzelhaare einer Pflanzenwurzel dem Wasser des Erdbodens gegenüber denken. Auch die osmotische Fortbewegung aufgenommenen Wassers von einer Zelle nach anderen ist leicht vorzustellen unter der Annahme, dass die Zellsäfte aller Zellen wasseranziehende Eigenschaften besitzen. Ebenso begreiflich ist auch die Diosmose von Lösungen aus einer Zelle nach anderen Zellen, sobald jene überhaupt das Protoplasma passiren können. Denn solange als die einzelnen Zellen von einem bestimmten Stoffe keine gleichconcentrirten Lösungen enthalten, wird derselbe diosmotisch sich weiter bewegen können. Das letztere wird aber sogar unbegrenzt fortgehen können, wenn der aufgenommene Stoff innerhalb der Zelle eine Veränderung seiner chemischen Natur erleidet. Wird z. B. Zucker, der in eine Zelle eindringt, daselbst in Stärkekörner umgebildet, so kann immerfort neuer Zucker in diese Zellen eindringen, so lange diese Veränderung stattfindet. Ebenso lässt sich z. B. die unbegrenzte Aufnahme eines salpetersauren Salzes in die Pflanze erklären, wenn man annimmt, dass in den Zellen aus der Salpetersäure organische Stickstoffverbindungen entstehen, und dass der basische Theil des Nitrates als ein anderes Salz krystallinisch sich in der

Zelle niederschlägt. Endlich wird man sich auch die Anhäufung einer Lösung in einer Zelle, selbst bis zu hoher Concentration vorstellen können, wenn in der Zelle durch chemische Umsetzungen eine Verbindung entsteht, welche nicht im Stande ist, durch das Protoplasma in die benachbarten Zellen hinaus zu diosmiren. Anhäufungen von Pflanzensäuren, von Farbstoffen u. dergl. im Zellsafte einzelner Zellen werden hierdurch erklärlich.

Es wird hiernach einleuchten, dass die diosmotischen Processe in den Pflanzenzellen die physikalische Grundlage der Nahrungsaufnahme und der Stoffwanderungen in der Pflanze sind. Sicher haben wir im Vorangehenden nur die gröberen Züge der diosmotischen Erscheinungen berührt; es mögen wohl noch mancherlei besondere Einrichtungen bestehen, indem vielleicht bestimmte Zellen, welche für Stoffaufnahme oder Stoffleitung hauptsächlich in Betracht kommen, besondere diosmotische Eigenschaften, die gerade diesem Zwecke speciell angepasst sind, besitzen; doch liegen darüber noch keine genaueren Erfahrungen vor.

Wir haben nun noch eine andere wichtige Erscheinung der Pflanzenzellen kennen zu lernen, welche eine unmittelbare Folge der Diosmose ist. Denken wir uns den einfachsten Fall, dass eine diosmotisch wirksame Zelle im Wasser liegt, so dringt durch die im Zellsaft gelösten Stoffe angezogen ein immer größeres Quantum von Wasser durch die Wandschichten in den Binnenraum der Zelle ein. Dies ist nur dadurch möglich, dass die doppelte Wandung in gleichem Maße ausgedehnt wird. Endlich hört aber diese Ausdehnung auf, die Wandung leistet dagegen Widerstand, und es kann keine weitere Zufuhr von Wasser nach innen hin stattfinden. Die Zelle befindet sich jetzt in dem Zustande des T u r g o r s: die Wandschichten sind durch das mit Gewalt eingedrungene Wasser gespannt und üben, weil sie sich elastisch zusammenzuziehen suchen, auf die innere Flüssigkeit einen Gegendruck. Hierbei spielt nun wiederum das Protoplasma die Hauptrolle: es erlaubt zwar dem osmotisch angezogenen Wasser den Eintritt in den Saftraum, ist aber äußerst widerstandsfähig gegen den Filtrationsdruck, der bei der Vermehrung des Saftvolumens entsteht. Die Zellstoffwand für sich allein würde keinen Turgor zu Stande kommen lassen, da sie diosmirenden Flüssigkeiten, wie wir oben gesehen haben, keinen erheblichen Filtrationswiderstand entgegensetzt. Daher ist keine Zelle im Stande zu turgesciren, wo nicht ein Protoplasmaschlauch auf der Innenseite der Zellwand angelagert ist. Dafür ist aber die Zellstoffwand etwas dehnbar und sehr elastisch, also geeignet, dem von innen her wirkenden Drucke zu widerstehen, durch den die Protoplasmahaut allein sich widerstandslos ausdehnen und endlich zerrissen werden würde. Die Zellstoffwand bildet also eine feste elastische Widerlage, an welche die Protoplasmahaut durch den endosmotischen Druck angepresst wird und von deren Dehnbarkeit und Elasticität es also abhängt, um wieviel das Volumen des Zellsaftes sich vergrößern kann. In wenigen Fällen kann beim Einlegen in reines Wasser die Zellhaut bis zum Platzen gedehnt werden, wie z. B. bei den Pollenkörnern. So ergänzen sich also Protoplasmahaut und Zellwand

in ihren Eigenschaften einander, um den Turgor der Zelle hervorzubringen.

Der Turgor muss verschwinden und in den entgegengesetzten Zustand übergehen, sobald der Zelle ein Theil ihres Zellsaftwassers durch Verdunstung oder durch Exosmose entzogen wird. Legt man turgescente Zellen in eine Flüssigkeit, welche ebenso stark oder noch stärker Wasser anziehen als ihr Zellsaft, z. B. in concentrirte Zuckerlösung, oder in Glycerin oder in eine Lösung von Kalisalpeter, deren Concentration man allmählich steigern kann, so wird der Zelle durch die außen befindliche Lösung ein mit den Concentrationsverhältnissen der letzteren zunehmendes Quantum ihres Zellsaftwassers entzogen. Die allmählich eintretenden Erscheinungen werden durch unsere Fig. 171 erläutert. Zunächst vermindert sich das Volumen der ganzen Zelle, indem Zellwand und Protoplasmahaut gleichmäßig sich zusammenzieht; bald aber hört die erstere,

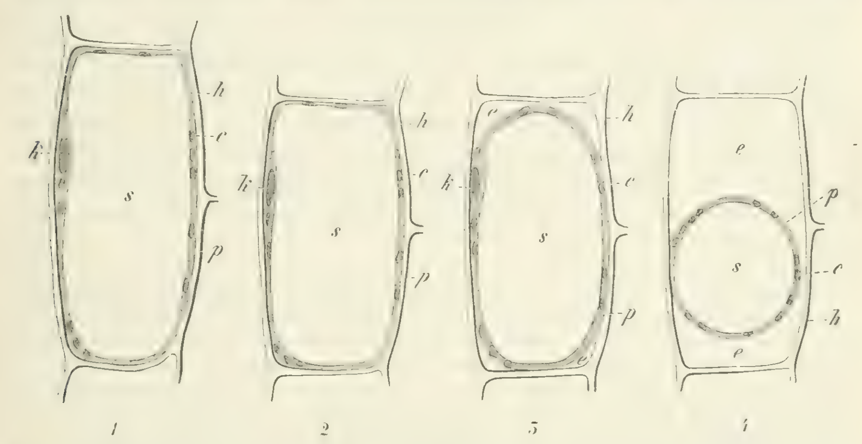


Fig. 171. Zellen in verschiedenem Zustande der Plasmolyse. 1 frische, halberwachsene Zelle, 2 in 4procentiger Salpeterlösung, 3 in 6procentiger, 4 in 10procentiger. *h* Zellhaut. *p* protoplasmatischer Wandbeleg, *k* Zellkern, *c* Chlorophyllkörner, *s* Zellsaft, *e* eingedrungene Salzlösung. Nach DE VRIES.

da sie nur wenig ausgedehnt war, auf, sich weiter zusammenzuziehen, aber der Protoplasmasack contrahirt sich sehr stark weiter, entsprechend der Volumenabnahme des Zellsaftes, beide Häute trennen sich immer mehr von einander, die Protoplasmahaut liegt als geschlossene Blase mehr oder weniger frei in dem Innenraume der Zelle. Diesen dem Turgor entgegengesetzten Zustand, in welchem also die Wandungen nicht mehr gespannt, sondern erschlafft sind, nennt man die Plasmolyse, mit welchem Ausdrucke das Symptom dieses Zustandes, die Ablösung der Protoplasmahaut von der Zellwand bezeichnet werden soll. Legt man eine solche Zelle wieder in reines Wasser, so stellt sich natürlich auch der Zustand des Turgors wieder her.

Auch der Turgor ist eine sehr wichtige Eigenschaft der lebenden Zellen, denn es beruhen auf ihm eine Anzahl der gewöhnlichsten Lebenserscheinungen. An einem ganzen Pflanzentheil äußert sich die

Turgescenz seiner Zellen in der straffen und steifen Beschaffenheit, die derselbe im lebenden Zustande und im Vollbesitze seines natürlichen Wassergehaltes besitzt. Das Gegentheil davon, wo die Zellen nicht turgescent sind, und daher auch der ganze Pflanzentheil erschlafft, ist das bekannte Welken, was ja immer die Folge stärkeren Wasserverlustes bei der Transpiration ist. Natürlich muss die Volumenzunahme der Zellen in Folge von Turgor auch gewisse Dimensionsänderungen des ganzen Pflanzentheiles bewirken; G. Kraus hat dies auch durch Messungen constatirt, indem er fand, dass allerhand Pflanzentheile, wie Stämme, Blätter, Früchte, Knospen, in Folge des täglich periodisch schwankenden Wassergehaltes in regelmäßig täglichem Gange an- und abschwellen; der Durchmesser der Theile fällt vom frühen Morgen bis in die Nachmittagsstunden, wo er ein Minimum erreicht, und beginnt dann wieder zu wachsen, bis Nachts ein Maximum eintritt. Es hängt dies mit den Schwankungen der Transpiration zusammen, von der wir unten sehen werden, dass sie am Tage weit stärker als in der Nacht ist. Auch können diese Dimensionsänderungen durch entsprechende künstliche Wasserzufuhr oder Wasserabgabe erzielt werden. — Der Turgor der Zellen ist auch Bedingung für viele Lebenserscheinungen. So kann z. B. nur wenn die Zellen turgescent sind, Wachsthum stattfinden, desgleichen ist der Turgor der Zellen der Motor vieler Bewegungserscheinungen von Pflanzentheilen. Wir kommen auf diese Beziehungen am geeigneten Orte später zurück.

De Vries hat es unternommen, eine Analyse der Turgorkraft auszuführen, d. h. den Antheil zu bestimmen, welchen die verschiedenen im Zellsafte gelösten Stoffe im einzelnen Falle an der Hervorbringung der Gesammtturgorkraft haben. Wenn Lösungen verschiedener Stoffe die gleiche Anziehung zu Wasser zeigen, so nennt dies de Vries isotonische Concentrationen. Er stellt dieselben z. B. in der Weise fest, dass er den Concentrationsgrad einer Flüssigkeit bestimmt, in welcher die Zellen gleichartiger Gewebestücke Plasmolyse zu zeigen beginnen, d. h. wo die Protoplasmahaut soeben anfängt sich von der Membran zurückzuziehen (vgl. Fig. 171,5). Bringt er dann das Präparat in verschieden concentrirte Lösungen einer anderen Flüssigkeit, so zeigt sich, ob die Plasmolyse größer oder kleiner wird oder unverändert bleibt, und er findet so, wann die andere Lösung isotonisch ist. De Vries nimmt nun einen einheitlichen Vergleichswerth an, den er den Salpeterwerth nennt. Es ist dies diejenige Stärke einer Kalisalpeterlösung, welche dieselbe Anziehung zu Wasser hat, wie die zu untersuchende Lösung einer anderen Substanz. Auf diese Weise gewinnt er den isotonischen Coëfficienten einer Substanz. Wenn er nun die wasseranziehende Kraft oder den isotonischen Coëfficienten einer Kalisalpeterlösung = 3 setzt, so stellt sich z. B. diejenige des Rohrzuckers auf 2, d. h. eine Lösung von Rohrzucker hat eine $^{2}/_{3}$ mal so große wasseranziehende Kraft wie eine gleich concentrirte Salpeterlösung; es muss folglich eine Zuckerlösung $^{3}/_{2}$mal so concentrirt sein, als eine Lösung von Salpeter, um eine gleiche osmotische Leistung wie diese hervorzubringen. De Vries findet nun durch seine plasmolytische Methode den isotonischen Coëfficienten, auf ganze Zahlen abgerundet, je nach Gruppen von Verbindungen von constantem Werthe, und zwar

	Isot. Coëfficient.
1. Organische metallfreie Verbindungen und freie Säuren	= 2
2. Salze der Erdalkalien mit je 1 Atomgruppe d. Säure im Molekül	= 2
3. „ „ „ „ „ 2 Atomgruppen „	= 4

	Isot. Coëfficient.
4. Salze der Alkalimetalle mit je 1 Atom Alkali im Molekül	= 3
5. „ „ „ „ „ 2 Atomen „ „ „	= 4
6. „ „ „ „ „ 3 „ „ „ „	= 5

Darnach hat jede Säure und jedes Metall in allen Verbindungen denselben partiellen isotonischen Coëfficienten, und zwar ist der letztere für

1 Atomgruppe einer Säure	= 2
1 Atom eines Alkalimetalles	= 1
1 Atom eines Erdalkalimetalles	= 0.

De Vries hat nun auch durch Bestimmung der verschiedenen chemischen Verbindungen, welche in den Säften verschiedener Pflanzentheile enthalten sind, gefunden, welchen Antheil die verschiedenen Stoffe an der Hervorbringung der Turgorkraft haben. Interessant ist, dass in den wachsenden Organen der Phanerogamen stets organische Säuren und deren Salze hierbei einen großen Antheil haben; z. B. Apfelsäure an Kali gebunden macht in vielen Stengeln und Blattstielen 21 bis 35 % aus; an organische Basen gebundene Säuren liefern 8,6 bis 23,5 %, Oxalsäure bei Rheum 62,3 und bei Begonia 47,5 %. Glykose ist dagegen in sehr wechselnden Mengen vorhanden und dem entsprechend sehr ungleich an der Turgorkraft betheiligt; sie liefert in den Blättern von Solanum tuberosum nur 4,9 %, in den Blattstielen von Heracleum sphondylium 50 %, in den Blumenblättern von Rosa sogar 80,7 %. Anorganische Salze tragen im Allgemeinen wenig zur Turgorkraft bei; doch macht Chlorkalium eine Ausnahme, welches z. B. bei Gunnera 52 bis 56 % liefert. Auch Salpeter hat eine ansehnliche Wirkung, die z. B. im Marke von Helianthus tuberosus 41 % beträgt.

Man hat auch die absolute Größe der Turgorkraft zu bestimmen gesucht. De Vries that dies durch Berechnung aus den Salpeterwerthen des in den betreffenden Zellen enthaltenen Zellsaftes unter Vergleichung der direct ermittelten Druckkräfte einer bestimmten Lösung, und schloss so bei verschiedenen Pflanzentheilen auf eine Turgorkraft von $3^1/_2$ bis 9 Atmosphären. Mittelst der gleichen Methode bestimmte Wieler die Turgorkraft in den Cambiumzellen zu 13 bis 16, in den Markstrahlzellen zu 13 bis 21, Hilburg in den geotropisch oder heliotropisch gekrümmten Bewegungsgelenken von Blättern zu 10 bis 12 Atmosphären. Westermaier bestimmte sie aus der Belastung, welche nöthig war, um den Beginn des Collapsus an turgescenten Geweben herbeizuführen, zu 3 bis 4 Atmosphären. Pfeffer benutzte die mit Hülfe eines Hebeldynamometers gemessene Expansionskraft der Bewegungsgelenke der Bohnenblätter und schloss darnach auf eine Turgorkraft von mindestens 7 Atmosphären. De Vries bestimmte dasjenige Gewicht, welches nöthig war, um plasmolysirte Sprosse auf diejenige Länge auszudehnen, die sie im turgescenten Zustande besaßen, und fand, dass dazu eine Spannkraft von 3 bis $6^1/_2$ Atmosphären erforderlich war.

Literatur. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877. — Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875. — De Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877. — Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIV. pag. 427. — Ueber den isotonischen Coëfficienten des Glycerins. Botan. Zeitg. 1888. Nr. 15. — G. Kraus, Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle. XV. 1881. — Wieler, Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII. — Westermaier, Zur Kenntniss der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883. pag. 371. — Hilburg, Ueber Turgescenzveränderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Untersuch. aus dem bot. Inst. Tübingen. I. pag. 23. — Laurent, Etudes sur la turgescence chez les Phycomyces. Bull. de l'acad de Belgique. 3 sér. X. 1885. Nr. 7.

4. Kapitel.

Die Bewegung des Wassers in der Pflanze.

• § 39. Das Wasser spielt im lebenden Pflanzenkörper eine hervorragende Rolle. In den vorausgehenden Paragraphen haben wir die Bedeutung desselben in der Construction der Zellen kennen gelernt, indem die Zellmembran, das Protoplasma und die andern organisirten Bestandtheile einer jeden Zelle von Wasser imbibirt sind und der Zellsaft jeder Zelle Wasser als Hauptbestandtheil enthält. Es ist also schon mit jedem Wachsen der Pflanze, insofern dasselbe auf Vergrößerung und Vermehrung der Zellen beruht, ein Bedürfniss nach neuem Wasser verbunden. Wir werden in der Ernährungslehre erfahren, dass in der Pflanze Wasser auch verbraucht wird, nämlich um den zur Constitution der organischen Pflanzenstoffe nöthigen Wasserstoff zu gewinnen. Auch ist das Wasser nöthig bei der Aufnahme und dem Transport aller Nährstoffe, weil diese Bewegungen nur mit gelösten Stoffen möglich sind. Endlich wird bei denjenigen Pflanzen, deren Sprosse mit der Atmosphäre in Berührung sind, ein Theil des Wassers aus dem Körper in Form von Dampf ausgehaucht — ein Verlust, der durch neue Wasserzufuhr wieder ersetzt werden muss, wenn die Pflanze nicht an Austrocknung zu Grunde gehen soll. Es ist somit einleuchtend, dass zwischen der Außenwelt und der Pflanze ein Wasserverkehr stattfinden muss. Am einfachsten gestaltet sich derselbe bei den im Wasser untergetaucht wachsenden Pflanzen und bei den kleineren ganz in feuchter Bodenoberfläche lebenden Algen und Pilzen. Hier wird jeder Zelle direct Wasser zugeführt, und auch die größeren submersen Wasserpflanzen nehmen mit ihrer ganzen Oberfläche Wasser von außen auf. Auch die kleinen Moose und Flechten, welche auf dem Erdboden oder anderen Unterlagen wachsen und durch die Niederschläge immer ganz befeuchtet werden, saugen Wasser an jedem beliebigen Theile ein. Bei den größeren, höher organisirten Pflanzen dagegen, den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, wo ein Theil des Körpers im Erdboden steckt, ein anderer mit großen Verdunstungsflächen an der Luft sich ausbreitet, treten besondere Organe der Transpiration in einen Gegensatz zu besonderen Organen der Wasseraufnahme: jenes sind im Allgemeinen die blättertragenden Sprosse, dieses die Wurzeln. Je vollkommener und größer die Pflanzenform ist, desto ausgeprägter vertheilen sich diese beiderlei Organe auf zwei entgegengesetzte Punkte oder Regionen des Pflanzenkörpers, wie es bei den größeren Kräutern und noch mehr bei den Bäumen der Fall ist. Wenn hier die an den Enden der Zweige befindlichen Knospen austreiben und ihre neuen Triebe und Blätter entfalten, so wird für die letzteren ein großes Quantum Wasser gebraucht, und wenn alsdann diese Blätter fertig entwickelt sind und den ganzen Sommer hindurch am Baume bleiben,

so geben sie beständig Wasserdampf an die Atmosphäre ab. Alles hier verbrauchte Wasser muss ersetzt werden durch neues, welches an den entgegengesetzten Punkten, mittelst der vielen feinen Saugwurzeln, welche die Pflanze im Boden gebildet hat, erworben wird. Daraus folgt nothwendig, dass in einer solchen Pflanze Wasser in steter Bewegung von dem einen nach dem anderen Punkte hin sein muss. Wir nehmen einstweilen die Transpiration als gegeben an, da wir uns mit diesem Processe im nächsten Kapitel besonders beschäftigen, und betrachten hier allein die Wasseraufnahme und die Wasserströmung in der Pflanze.

I. Die Wasseraufnahme.

1. Die wasseraufsaugenden Organe. Ueberall, wo ein Pflanzenkörper besondere Verdunstungsflächen hat, hat er auch besondere wasseraufsaugende Organe. Es mag hier nebenher bemerkt sein, dass die letzteren, da sie mit dem Wasser auch gelöste Nährstoffe aufnehmen, zugleich wichtige nahrungaufnehmende Organe sind, in welcher Eigenschaft wir sie bei der Ernährung nochmals erwähnen müssen. Schon bei vielen kleineren unvollkommneren Pflanzen treffen wir distincte wasseraufsaugende Organe. Bei den Pilzen versehen die in dem Substrate sich ausbreitenden sogenannten Myceliumfäden diesen Dienst, bei den Flechten die ebenfalls aus Pilzfäden bestehenden sogenannten Haftfasern oder Rhizinen, mit welchen der Thallus auf der Unterlage aufgewachsen ist. Von den Moosen an aber bis zu den Phanerogamen tritt fast allgemein ein ganz bestimmt charakterisirtes Elementargebilde als das eigentliche Aufnahmeorgan für Wasser auf: man kann es selbst in dem weitesten hier angedeuteten Umfange als Wurzelhaare bezeichnen. So klein ein einzelnes Wurzelhaar auch sein mag, und es ist immer ein mikroskopisch kleines Gebilde, so kann doch die Pflanze damit ungeheure Effecte in der Erwerbung von Wasserquantitäten aus dem Boden erzielen, weil sie über eine unberechenbar große Anzahl dieser Organe verfügt. Fassen wir den Begriff des Wurzelhaares in diesem physiologischen Sinne, so sind diese Gebilde freilich nach ihrem morphologischen Ursprunge ungleicher Art. Bei den Moosen, denen eine Wurzel im morphologischen Sinne ganz fehlt, kommen doch zahlreiche Wurzelhaare an den unteren mit dem Substrat in Berührung stehenden Theilen des Thallus vor, die hier gerade so wie die echten Wurzelhaare aus den Epidermiszellen entspringen und sich dem Substrat gegenüber gerade so wie diese verhalten, von den meisten Botanikern auch mit diesem Namen bezeichnet werden. Das Gleiche gilt von den Prothallien der Gefäßkryptogamen. Bei den höheren Pflanzen, wo laubtragende Sprosse über dem Boden stehen, finden sich eigene Organe, an welche die Bildung der Wurzelhaare geknüpft ist und welche sich immer nur innerhalb des Bodens, also dort entwickeln, wo der Pflanze Wasser geboten ist, besondere Organe, die also hiernach ausschließlich der Wasseraufnahme dienen; das sind die eigentlichen Wurzeln im morphologischen Sinne. Allein auch bei diesen höheren Pflanzen sind die Wurzelhaare nicht überall nothwendig an die Wurzel im morphologischen Sinne gebunden. Die

Orchidee Corallorhiza innata hat keine Wurzeln. ihr korallenförmig verzweigtes Rhizom, welches im Moos und Humus ruht. ist hier mit den Wurzelhaaren besetzt. Bekleidung der in der Erde wachsenden Rhizome mit Wurzelhaaren neben echten wurzelhaartragenden Wurzeln findet sich z. B. bei Equisetum. bei Pteris aquilina und dürfte wohl auch anderwärts vorkommen. An Erbsenpflanzen. die aus sehr tief gelegten Samen aufgegangen waren. fand ich auch an dem im Boden befindlichen unteren Stengelstück Wurzelhaare. Bei der auf Wasser schwimmenden Gefäßkryptogame Salvinia natans ist sogar von den je drei beisammen stehenden Blättern ein Blattgebilde in eine Wurzel im physiologischen Sinne umgewandelt. d. h. in fadenförmige. mit Wurzelhaaren versehene Abschnitte getheilt. welche in das Wasser hineinwachsen und die hier ganz fehlenden echten Wurzeln vertreten.

Die nähere Betrachtung der echten Wurzeln gehört in die Morphologie; wir kennen dieselben schon aus der Anatomie als fadenförmige Gebilde. welche mittelst eines an ihrer Spitze liegenden. von einer Wurzelhaube bedeckten Meristems (terminaler Vegetationspunkt) unbegrenzt in die Länge wachsen, wobei ihre Spitze sich in die Bodenmasse einbohrt. während ein Stück rückwärts von dem Vegetationspunkt die Bildung der Wurzelhaare anhebt. welche von dort an die ganze Oberfläche des älteren Wurzeltheiles wie mit einem dichten Sammet bekleiden. dessen Haare oft länger sind. als der Querdurchmesser der ganzen Wurzel beträgt (vergl. Fig. 102—104. S. 150). Jedes einzelne dieser unzähligen Härchen wächst für sich allein von der Wurzel seitwärts ein Stück in die benachbarten Bodenpartien hinein und stellt eine kleine Wasser schöpfende und zuführende Ader vor. Diese Ueberlegung führt uns sogleich zu der Ueberzeugung, dass eine Hauptbedeutung der Wurzelhaare darin besteht. dass durch sie die aufsaugende Oberfläche des Wurzelkörpers enorm vergrößert. also die Leistungsfähigkeit der Wurzel Wasser aufzusaugen entsprechend gesteigert wird. Da nun auch immer die Bildung der Wurzelhaare am Wurzelkörper in gleichem Schritte der wachsenden Spitze des letzteren nachrückt, so werden mit der weiteren Verlängerung einer jeden Wurzel im Boden auch immer neue Stellen des letzteren für Wasser- und Nährstofferwerbung erschlossen.

Wurzelhaare sind denn auch fast ausnahmslos an den Wurzeln vorhanden und zeigen sich in höchster Entwickelung bei solchen Pflanzen. welche ein großes Wasserbedürfniss haben oder für die Wassererwerbung verstärkte Vorkehrungen treffen müssen, wie namentlich die Bewohner trockener Standorte und leichten Sandbodens. Zu den relativ seltenen Fällen, wo Wurzelhaare an den Wurzeln fehlen, gehören deshalb erstens viele Wasser- und Sumpfpflanzen, weil hier einerseits die Verdunstung der Pflanze eine beschränktere und andererseits der Vorrath an Wasser so reichlich ist. dass die Wurzelepidermis, auch ohne zu der Vergrößerung durch Wurzelhaare zu greifen, genügend Wasser aufzusaugen vermag. Zweitens fehlen meist Wurzelhaare bei den Zwiebelpflanzen; diese zeigen aber auch eine wenig lebhafte Transpiration und

haben nur kurze Vegetationsperioden, in denen ihre saftreichen Zwiebeln einen großen Vorrath von Wasser disponibel halten. Wurzelhaare fehlen natürlich auch bei mykorhizenbildenden Pflanzen (§ 35), da dieselben hier in ihrer Function vertreten werden durch die Pilzfäden, welche die Bekleidung der Wurzel bilden, wie es ja bei der ectotrophischen Mykorhiza der Coniferen, Cupuliferen etc. der Fall ist. Eigenartig verhalten sich die Wurzeln der Ericaceen, Vacciniaceen, Rhodoraceen, Epacridaceen und Empetraceen, insofern als bei diesen meist moorbewohnenden Kleinsträuchern viele und sehr lange, aber an Dünne den feinsten Haaren gleichende und dabei absolut wurzelhaarlose Wurzeln den Boden durchziehen. Dieselben bestehen nur aus einem dünnen Fibrovasalstrang, welchem sogleich die Epidermis aufliegt, deren Zellen aber verhältnissmäßig sehr weit und häufig von Pilzfäden, die auch nach außen dringen, mykorhizenartig bewohnt sind.

Da die Wurzelhaare an den gewöhnlichen Wurzeln die eigentlichen wasseraufsaugenden Organe darstellen, so folgt, dass keineswegs alle innerhalb des Erdbodens wachsenden Theile einer Pflanze zur Aufnahme von Wasser geschickt sind. Denn Wurzelhaare finden sich nur in einer gewissen Region des Wurzelkörpers, die allerdings meist über die ganze Länge desselben, mit Ausnahme der Wurzelspitze sich erstreckt. Allein die älter werdenden Wurzeltheile stoßen die ganze primäre Rinde und damit auch die wurzelhaartragende Epidermis ab und bedecken sich mit einer aus dem Pericambium hervorgegangenen Korkhaut, wie wir in der Anatomie gesehen haben (S. 162). Sobald an einer Wurzel diese Veränderung eingetreten ist, kann sie selbst kein Wasser mehr durch ihre Oberfläche von außen aufnehmen. An den Stauden ist dies mit den andauernd in die Dicke wachsenden starken Hauptwurzeln der Fall, die z. B. bei perennirenden Papilionaceen, Umbelliferen, Compositen etc. vorkommen, sowie mit den rübenförmigen oder knollenförmigen Wurzeln, welche hauptsächlich als Reservestoffbehälter functioniren, und bei den Bäumen und Sträuchern sind meist alle Wurzelzweige, sobald sie einige Jahre alt geworden sind und etwa Bindfadenstärke erreicht haben, mit pericambialem Kork bedeckt und nicht mehr zur Wasseraufnahme befähigt; die letztere erfolgt hier nur durch die allerfeinsten Wurzelfädchen, welche in großer Zahl als die letzten Verzweigungen von jenen stärkeren Trag- oder Triebwurzeln aus in den Boden eindringen. Es ist daher passend, die für die Wasseraufnahme allein in Betracht kommenden hier beschriebenen Wurzelgebilde allgemein als Saugwurzeln zu bezeichnen, da wir dieses physiologischen Begriffes nothwendig bedürfen, indem die morphologische Eintheilung des Wurzelsystems von anderen Gesichtspunkten ausgeht. Bei den mykorhizenbildenden Pflanzen deckt sich der Begriff Mykorhiza mit dem der Saugwurzel, indem auch hier bei den einigermaßen stärker gewordenen Wurzeltheilen mit der primären Rinde auch der Pilzmantel verloren gegangen ist. Zu denjenigen unterirdischen Pflanzentheilen, welche bei der Wasseraufsaugung gleichfalls unbetheiligt sind, gehören die meisten Rhizome, mit den oben erwähnten Ausnahmen.

die Knollen und die Zwiebeln, denn auch alle diese Organe ermangeln nicht nur der Wurzelhaare, sondern meist auch überhaupt der Epidermis, die hier gewöhnlich durch eine für Wasser schwer durchlässige Korkhaut (z. B. die Schale des Kartoffelknollens) ersetzt ist, oder sie sind wie die Zwiebeln von harten, trockenen Schalen, die keine osmotisch wirksamen Zellen besitzen, bedeckt.

Dass die hauptsächlich mit den Wurzelhaaren bekleideten Partien der Wurzeln die wirksamsten bei der Wasseraufsaugung sind, ist schon von älteren Physiologen durch bei DUHAMEL erwähnte Versuche erkannt worden: wenn nur die älteren Wurzeltheile mit Wasser im Contact gelassen werden, so welken die Pflanzen schneller, als wenn nur die jüngeren Wurzeltheile in Wasser tauchen. Die bekannte Erscheinung, dass Pflanzen, nachdem sie verpflanzt worden sind, zuerst eine Zeit lang welken, auch wenn das Umsetzen mit größter Schonung der Wurzeln vorgenommen worden ist, beweist die Bedeutung der Wurzelhaare für die Wasseraufnahme. Denn wenn Wurzeln aus dem Erdboden herausgenommen werden, so zerreißt unvermeidlich der größte Theil dieser feinen Wurzelhärchen, die ja, wie wir unten sehen werden, mit dem Erdboden verwachsen sind. Erst wenn die Saugwurzeln sich um ein neues Stück verlängert haben und an dem letzteren frische Wurzelhaare entstanden sind, wird der Pflanze wieder genügendes Wasser zugeführt und sie erholt sich allmählich.

Ganz irrig war die Annahme DE CANDOLLE's, die sich dann vielfach weiter verbreitet hat, dass die Pflanzenwurzel ihr Wasser wesentlich durch die Wurzelspitze oder durch die wie ein Schwamm wirkende Wurzelhaube aufnehme. Denn dieser Theil steht, wie aus der Anatomie bekannt ist, einzig und allein in Beziehung zum Längenwachsthum der Wurzel und ist, wie OHLERT's Versuche gezeigt haben, bei der Wasseraufnahme thatsächlich in keiner besonderen Weise bevorzugt.

Die Luftwurzeln der in der feuchten Luft tropischer Urwälder wachsenden Pflanzen, deren zur Aufsaugung von Wasser aus der Luft eingerichtetes Hautgewebe wir in der Anatomie kennen gelernt haben (S. 154), sind noch als besondere wasseraufnehmende Organe zu erwähnen.

Uebrigens ist die Möglichkeit vorhanden, dass Wasser gelegentlich auch von oberirdischen Pflanzentheilen, namentlich von Blättern, wenn diese z. B. von Thau oder Regenwasser benetzt sind, aufgenommen wird. Davon kann man sich überzeugen, wenn man z. B. einen abgeschnittenen beblätterten Baumzweig anstatt mit der Schnittfläche nur mit einem Theil seiner Blätter in Wasser eingetaucht an der Luft stehen lässt: während ein nicht so behandelter abgeschnittener Zweig schnell welkt, bleibt jener mit allen seinen in der Luft befindlichen Blättern tagelang unverwelkt.

2. **Der Bewurzelungsplan der Pflanze.** Die Betrachtung der rein morphologischen Gliederung eines Wurzelsystems vermag noch lange nicht so die Zweckmäßigkeit der Bewurzelung für die Wassererwerbung

der Pflanze darzuthun, als wenn man zugleich die Planmäßigkeit der topographischen Anlage dieses wassersammelnden Systemes sich klar macht. Relativ klein ist das Wurzelsystem, d. h. aus wenigen, verhältnissmäßig kurzen und nicht oder wenig verzweigten Wurzeln bestehend, bei Pflanzen, denen die Nährflüssigkeit stets reichlich zu Gebote steht, wie bei den Wasserpflanzen Hydrocharis, Stratiotes, Lemna etc., und bei Pflanzen, welche nur schwache Verdunstung und daher ein geringes Wasserbedürfniss haben, wie die Succulenten, die Zwiebelpflanzen und solche Humusbewohner oder Wurzelschmarotzer, denen die grünen Laubblätter fehlen, wie Neottia, Lathraea, Orobanche etc. Um so auffallender ist das mächtig entwickelte Wurzelwerk der gewöhnlichen, auf dem Erdboden wachsenden Stauden und der Bäume. Schon bei der Entwickelung der jungen Keimpflanze wird hier vor allen Dingen für das Wasserbedürfniss gesorgt, indem in der ersten Periode nach der Keimung fast allein die Wurzeln wachsen und erst, wenn diese hinlänglich tief und zahlreich im Boden sich gebildet haben, fängt der oberirdische Theil des Keimpflänzchens, also der Stengel und die Blätter an sich zu entwickeln (Fig. 172, S. 308). Höchst wichtig ist die Art und Weise, wie der Boden von dem Standpunkte der Pflanze aus möglichst weit und gleichmäßig durch die Bewurzelung ausgenutzt wird. Es hängt damit die eigenartige Architektonik des Wurzelsystems der einzelnen Pflanzenarten zusammen. Im Allgemeinen liegt überall das Princip zu Grunde, dass durch sehr in die Länge wachsende stärkere Wurzeln, die man als Triebwurzeln bezeichnen kann, zunächst neues Terrain gewonnen wird, dessen Ausbeutung nun aber begünstigt wird durch die nach allen Richtungen von den Triebwurzeln ausstrahlenden Wurzelauszweigungen, welche den typischen Charakter der eigentlichen Saugwurzeln tragen, d. h. bei meist geringerem Längenwachsthum eine Neigung zu reicher Verzweigung und dabei nur eine sehr geringe Dicke, beim Getreide z. B. 0,1 bis selbst 0,01 mm haben, dabei aber reichlich mit Wurzelhaaren bekleidet sind. Uebrigens haben auch die Triebwurzeln selbst, wenigstens anfänglich, eine Zeitlang die Function von Saugwurzeln.

Die Orientirung der Triebwurzeln ist nun je nach Pflanzenarten verschieden. Wo der Pflanzenkörper einen oder eine Mehrzahl von einem einzigen Punkte der Bodenoberfläche aus aufrecht wachsende Stämme besitzt, da ist häufig eine mächtige Triebwurzel in Gestalt der sogenannten Haupt- oder Pfahlwurzel vorhanden, welche in verticaler Richtung in den Boden eindringt und dadurch möglichst große Bodentiefen zu erobern sucht (Fig. 172, *2* und *3*). Bei den meisten Monocotylen, besonders beim Getreide und bei anderen Gramineen, bei Zwiebelpflanzen und bei solchen monocotylen und dicotylen Stauden, welche keine Pfahlwurzel, sondern ein kurzes Rhizom besitzen, gehen mehrere bis zahlreiche (beim Getreide z. B. 20 bis 30) Nebenwurzeln als lange Triebwurzeln tief in den Boden hinein, eine sogenannte Büschelwurzel bildend (Fig. 172, *1*). An den Triebwurzeln, besonders deutlich an den Pfahlwurzeln der Dicotylen, entstehen nun in absteigender Folge die Seitenwurzeln, welche in den einzelnen Tiefen die umliegenden Theile des Bodens ausnutzen sollen, und zwar geschieht dies im ganzen Umkreise gleichmäßig, weil die Seitenwurzeln, wie die Morphologie lehrt, regelmäßig in 2, 3 oder 4 gleichweit von einander abstehenden Längsreihen aus der Pfahlwurzel entspringen. Von Bedeutung

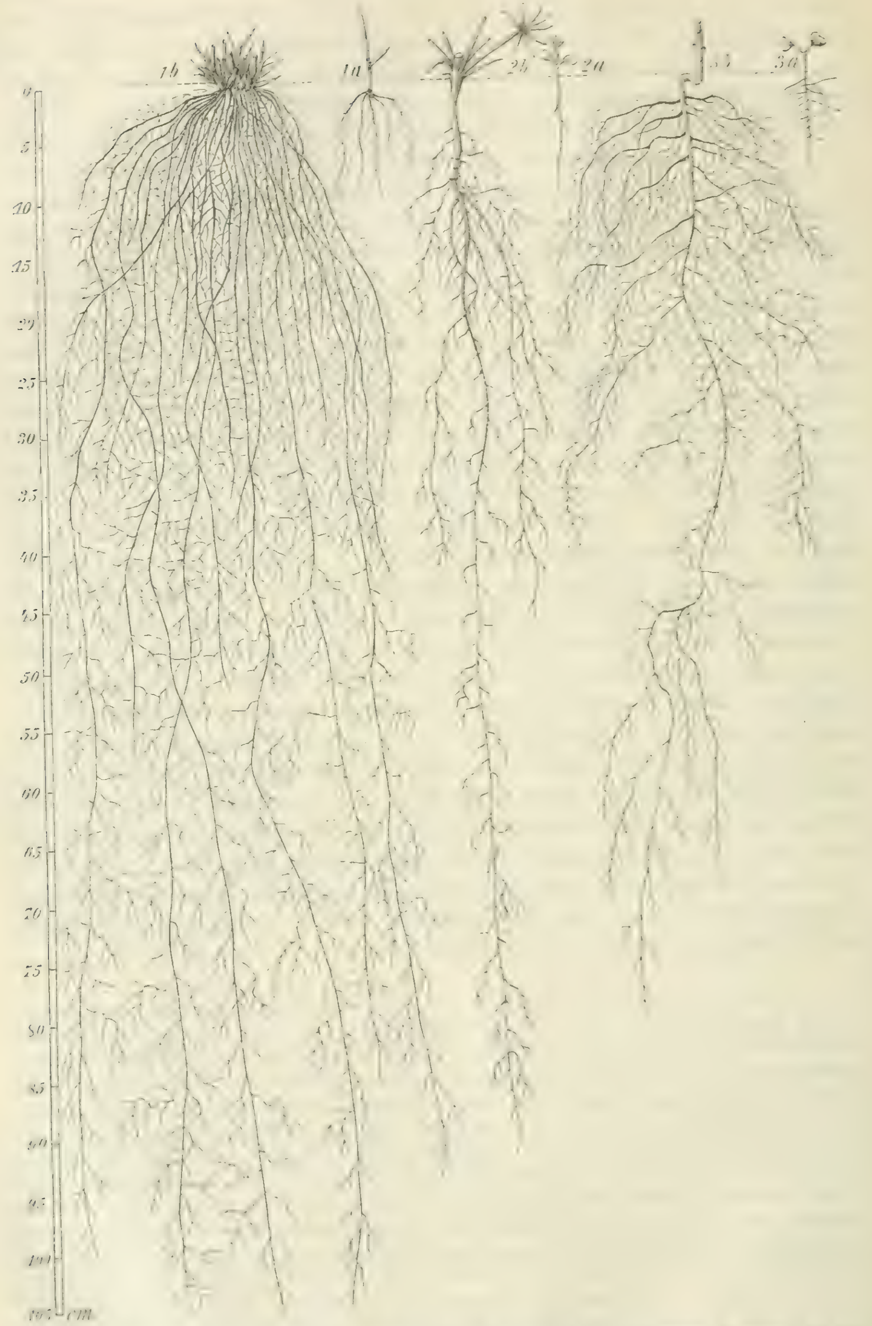


Fig. 172. Bewurzelung verschiedener Pflanzen, als Keimpflanzen und im erwachsenen Zustande, bei gleicher Verkleinerung; der nebenstehende, in Centimeter getheilte Maßstab giebt die wirklichen Größen an. Die Wurzelbilder sind Copien von entwurzelten Pflanzen. 1a und 1b Keimpflanze und erwachsene Pflanze vom Roggen, 2a und 2b dieselben von der gelben Lupine, 3a und 3b vom weißen Senf.

ist die Richtung zum Horizonte, welche diese Seitenwurzeln einschlagen; anstatt vertical abwärts zu dringen gleich der Pfahlwurzel, wachsen sie in horizontaler oder schief abwärts geneigter Richtung, wodurch nach der Seite und zugleich nach der Tiefe hin ein bedeutender Bodenraum erobert wird. Unter allen Seitenwurzeln einer Pfahlwurzel sind meist die obersten die kräftigsten und längsten, ja sie nehmen oft ganz den Charakter von langen und tief in den Boden dringenden Triebwurzeln an, welche die gleiche Rolle wie die Pfahlwurzel übernehmen und wie diese mit eigentlichen Seitenwurzeln besetzt sind. Auf tiefgründigem Boden und in leichten Bodenarten, besonders auf Sand, dringen die Triebwurzeln wahrscheinlich bei den meisten Pflanzen bis zu bedeutenden Tiefen ein; so verfolgte ich hier die Pfahlwurzel der nur einjährigen Lupine und des weißen Senfs, sowie die Wurzeln des Roggens bis gegen und selbst über 1 m Tiefe, die Pfahl- und die großen Triebseitenwurzeln von Lathyrus sylvestris und Vicia cassubica dagegen bis zu 3 m Tiefe, wo dann wegen Erreichung des Grundwassers die weitere Verfolgung vereitelt wurde. Man sieht, dass dadurch die Versorgung der Pflanze mit Wasser gesichert ist, selbst wenn bei langem Ausbleiben von Niederschlägen die oberen Bodenschichten trocken werden. Immerhin pflegt jedoch im Allgemeinen die Reichlichkeit der Verzweigung der Wurzeln, also die Zahl der Saugwurzeln mit größerer Tiefe abzunehmen; ihre größte Entwickelung ist in den oberen Bodenschichten etwa bis 30 bis 40 cm Tiefe zu beobachten, was jedoch mit der größeren Menge von Nährstoffen daselbst zusammenhängt, wie wir später sehen werden. Auch ist die Bevorzugung der oberen Bodenschichten seitens der Bewurzelung nach Pflanzenarten verschieden. So ist z. B. die Kiefer eine flachwurzelige Pflanze gegenüber der mehr tiefwurzeligen Fichte, aber sie beherrscht dafür mit einer größeren Wurzelmasse einen weit größeren Bodenraum, worauf offenbar ihre Befähigung, selbst auf leichtem nahrungsarmem Sande zu wachsen, beruht. Nach Nobbe betrug die Gesammtlänge der Wurzeln einjähriger Kiefern 12 m, bei gleichalterigen Fichten 2 m, und die Kiefer hatte nach 6 Monaten einen Bodenraum mit ihren Wurzeln erfasst, dessen Volumen gleich einem umgekehrten Kegel von 80 bis 90 cm Höhe und von fast 2000 qcm Grundfläche war. Aber schon bei größeren Stauden ist das gesammte Wurzelsystem ein so reich verzweigtes, dass, wenn man sich die Mühe nimmt, annähernd die ganze lineare Länge desselben zu berechnen, sich ungeheure Zahlen ergeben, z. B. nach einer von Sachs citirten Angabe Clark's bei einer großen Kürbispflanze 25 km. Selbst bei kleineren einjährigen Pflanzen finden wir im fruchtreifen Zustande, wo sie sich also im Vollbesitze aller Wurzeln befinden, nach Nobbe z. B. bei Getreide, die gesammte lineare Länge der Wurzeln bis zu 520 m. Eine Vorstellung von der relativen Wurzelmenge im Verhältniss zu den oberirdischen Organen der Pflanze erhält man nach Schumacher durch das Trockengewicht beider Theile; das der Gesammtwurzeln zu dem der oberirdischen Theile betrug bei reifem Raps 370 zu 2370, also 11 %, bei blühendem Hafer 650 zu 1500, also 43 %, bei blühendem Rothklee 1900 zu 1960, also 100 %. Diese Zahlen mögen für Raps und Hafer brauchbar sein, um zu zeigen, dass die Einrichtungen zur Wasserversorgung der Pflanze bei den einzelnen Arten ungleich sind, was wir ja schon oben mit dem ungleichen Bedarf in Zusammenhang brachten; für den Klee wird jedoch das Wurzelgewicht durch ein Moment, welches mit der Wassererwerbung gar nichts zu thun hat, wesentlich beeinflusst, nämlich durch die mächtige Entwickelung der Pfahlwurzel, welche bei diesen perennirenden Pflanzen als Aufspeicherungsorgan für Reservestoffe ausgebildet wird.

Die unermesslich große Zahl von Saugwurzeln, welche die einzelne Pflanze hervorbringt, tritt recht anschaulich hervor, wenn man dieselben genauer in den oberen Bodenschichten verfolgt, wo man dann gewöhnlich sieht, wie sie in der ganzen Ausdehnung des vom Wurzelsystem beherrschten Raumes in der Weise Besitz vom Boden ergreifen, dass das letztere einen förmlichen Filz darstellt, und kein Punkt desselben zu finden ist, der nicht von feinen Wurzeln durchwebt wäre. Bei Pflanzen, die sehr alt werden, wie die Bäume, werden nach Verlauf einer gewissen Zeit die feinen Saugwurzeln abgestoßen, aber dafür haben die fortwachsenden Triebwurzeln wieder neue Stellen des Bodens erobert und in diesen neue Saugwurzeln

angelegt, so dass die Pflanze den erreichbaren Boden in dieser Weise nach und nach absucht, eine Erscheinung, die augenscheinlich auch mehr mit der Aufsuchung von Nährstoffen als mit der Erwerbung von Wasser zusammenhängt.

Bei denjenigen Pflanzen, welche horizontal im Boden hinkriechende Stengeltriebe, sogenannte Ausläufer, bilden, wie die Erdbeere, die Quecke und ähnliche Gräser und Halbgräser, Equisetum, Pteris aquilina, Vaccinium myrtillus etc., sind diese Ausläufer an verschiedenen Punkten ihres Verlaufes mit Nebenwurzeln besetzt, besonders da, wo neue aufrecht wachsende Stengel aus ihnen hervorgetrieben werden; es wird also hier jedes Stück des Ausläufers sammt allen daran befindlichen oberirdischen Organen durch eigene Bewurzelung mit Wasser und Nährstoffen versorgt, weshalb auch die Stücke dieser Ausläufer mit ihrer Brut sich als selbständige Individuen absondern lassen.

3. Die Arbeit der Wurzel. Wir wissen aus der Anatomie, wo wir die Haut der Ernährungswurzeln näher betrachtet haben (S. 150), dass die Epidermiszellen der Wurzel und alle Wurzelhaarzellen aus einer gleichmäßig dünnen Membran, einem äußerst dünnen Protoplasmasack, welcher der letzteren inwendig aufliegt, und aus einem großen Saftraum besteht (vergl. Fig. 104, S. 152), also alle Anforderungen erfüllen, welche an osmotisch wirkende Apparate, wie wir sie im vorigen Paragraphen kennen gelernt haben, zu stellen sind. Sie nehmen also Wasser endosmotisch in sich auf, wenn solches außen an sie herantritt. Selbstverständlich muss dabei auch die Bedingung erfüllt sein, dass die Membran der Wurzelhaare leicht für Wasser imbibirbar ist. Man hat bisher angenommen, dass dieselbe gleich anderen Pflanzenzellhäuten aus Cellulose besteht, und hat daher die Imbibitionsfähigkeit derselben als selbstverständlich angesehen. Es ist durch mehrere meiner Schüler constatirt worden, dass die Membran der Wurzelhaare ganz allgemein, von den Moosen an bis zu den Phanerogamen, bei den verschiedensten Arten, und bei Land- wie bei Wasserpflanzen, hinsichtlich ihrer mikrochemischen Reactionen mit reiner Cellulose nicht übereinstimmt, sondern den verkorkten und verholzten Membranen oder auch wohl der Pilzcellulose gleichkommt. Nicht selten zeigt außer den Epidermiszellen auch noch die darunter liegende äußere Wurzelrindenzellschicht dasselbe Verhalten, während die übrigen Wurzelzellen aus gewöhnlicher Cellulose bestehen. Die wahre chemische Natur dieses Membranstoffes bleibt noch festzustellen. Da er jedenfalls imbibitionsfähig ist, so muss ihm bei der Allgemeinheit seines Auftretens noch eine ebenso allgemeine besondere Function zukommen; ob die letztere in irgend einem Schutz gegen äußere Einflüsse oder in einer Erschwerung der Diffusion einmal aufgenommenen Wassers nach außen liegen mag, ist noch näher zu untersuchen.

Ein wichtiger Umstand, welcher die wasseraufsaugende Arbeit der Wurzel unterstützt, ist das wirkliche Verwachsensein der Wurzelhaare mit den festen Partikeln, aus denen der Boden besteht. Wenn man frische kräftig wachsende Wurzeln aus lockerer Erde vorsichtig aushebt, so hängen an der ganzen Strecke, welche mit Wurzelhaaren besetzt ist, die feinen Erdpartikel so fest an, dass man sie nicht abschütteln kann.

und zwar in solcher Menge, dass die Wurzel mit einer dicken Hülle von Erde umgeben bleibt, aus welcher nur die noch wurzelhaarlose Spitze der Wurzel hervorragt (Fig. 102, S. 150). Von den älteren Wurzeltheilen wie von den starken Triebwurzeln fallen die Erdpartikel ebenfalls ab, weil an ihnen die Wurzelhaare verschwunden sind. Mikroskopisch zeigt sich denn auch, dass die Wurzelhaare, indem sie zwischen die Bodenpartikel hineinwachsen, sich stellenweise denselben so fest und innig mit ihrer Haut anlegen, dass sie nicht ohne Verletzung davon zu trennen sind. Oft verbreitern sich sogar die Wurzelhaare an solchen Berührungsstellen und legen sich mit vergrößerter Fläche einem Bodenpartikel an, gleichsam dasselbe möglich zu umfassen trachtend. Nach FRANK-SCHWARZ ist diese feste Verwachsung mit den fremden



Fig. 173. Verhalten der Wurzelhaare im Erdboden. Beschreibung im Texte. Nach SACHS.

Körperchen zu erklären aus einer gallertartigen Beschaffenheit der äußersten Schicht der Zellhaut dieser Haare, in welche jene also gleichsam eingeleimt sind. Wir erkennen hieraus, dass die Pflanze mit ihren Wurzeln nicht einfach im Erdboden steckt, sondern dass sie mit demselben im wahren Sinne des Wortes zusammengewachsen ist, und zwar bei der unzähligen Menge der Wurzelhaare an Millionen und aber Millionen Punkten. Wie bedeutungsvoll aber diese innigste Vereinigung mit den Erdpartikeln für die wasseraufsaugende Arbeit der Wurzelhaare ist, wird aus folgender von SACHS herrührenden Betrachtung des capillaren Verhaltens des Wassers im Boden hervorgehen. Zur Verständigung mag die obenstehende Figur 173 dienen, welche das Verhalten der Wurzelhaare im Boden versinnlicht. Aus einer Wurzelepidermis *e* ist das Wurzelhaar *hh* herausgestülpt und bei *z* und *s* mit einigen Erdpartikeln

verwachsen. Der Boden besteht aus mikroskopisch kleinen festen Theilchen, welche dunkel schraffirt und mit *T* bezeichnet sind: zwischen ihnen befinden sich die völlig weiss gehaltenen luftführenden Lücken. Jedes Bodenkörnchen ist mit einer dünnen Wasserschicht umhüllt, welche von den Adhäsionskräften festgehalten wird: in der Figur sind diese Wasserschichten durch geschwungene Linien angedeutet, z. B. bei β, γ, δ. Aber auch die Oberfläche des Wurzelhaares ist wegen der gleichen Adhäsionskräfte mit einer dünnen Wasserschicht bekleidet, wie z. B. bei α: seine Haut kann also von diesem Wasser durch Imbibition und Diosmose etwas aufnehmen. Die Wassersphären der Bodenkörnchen stehen unter einander in Berührung und im Gleichgewichte. Würde z. B. die Wasserschicht bei γ weggenommen werden, so wäre das Gleichgewicht in dem ganzen Capillarsysteme gestört, und es müsste von δ und β und anderen Stellen aus Wasser nach γ sich hinziehen, so lange bis die Adhäsionskräfte wieder im Gleichgewicht sind. Solches muss also fortwährend eintreten, sobald das Wurzelhaar Wasser aufsaugt. Wenn z. B. aus der Wasserschicht bei α Flüssigkeit in das Wurzelhaar eindringt, so wird daselbst die Oberfläche des letzteren weniger Wasser haben, als ihrer Adhäsionskraft entspricht; sie entzieht daher Wasser der Stelle γ, diese nimmt sodann Wasser von β auf und so setzt sich die Bewegung auf alle entfernteren Bodenpartien fort. Daher werden durch die Wasseranziehung der Wurzelhaare sämmtliche Wasserhüllen der Bodenkörnchen dünner und der Boden als Ganzes trockener. In der That sieht man auch, dass die Erde, in welcher Pflanzen vegetiren, nicht bloß in der unmittelbarsten Nähe der Wurzeln, sondern gleichmäßig in allen Theilen austrocknet. Bei dieser Betrachtung hat Sachs die Bodenkörnchen immer als mineralische Partikel angenommen, welche Wasser nur durch Adhäsion an ihren Oberflächen festhalten. Berücksichtigt man aber, dass dieselben bei Humus- und Moorböden theilweise oder ganz aus Trümmern humificirter vegetabilischer Gewebe bestehen, also aus Körpern, welche das Wasser auch durch Imbibition festhalten, so gewinnt das Verwachsensein der Wurzelhaare mit solchen Bodenbestandtheilen noch eine weitere Bedeutung, indem dann die Zufuhr von Wasser nicht bloß durch Adhäsions- sondern auch durch Imbibitionskräfte erfolgt.

Die lebende Wurzel äußert gewisse Kräfte, durch welche sie die dem Boden zu entnehmenden Stoffe demselben entreißt. An dieser Stelle haben wir es nur mit der w a s s e r a u f s a u g e n d e n K r a f t zu thun. Die Kraft, mit welcher die Endosmose der Wurzelhaarzelle das Wasser aus dem Boden aufnimmt, vermag die Absorptionskraft des Bodens für Wasser bis zu einem gewissen Grade zu überwinden. Je mehr nämlich der Boden Wasser verliert, desto dünner werden die die Bodenkörnchen umhüllenden Wasserschichten, desto größer sind aber auch nach physikalischen Gesetzen die Adhäsionskräfte, mit welchen diese von den Bodenkörnchen festgehalten werden, und ebenso werden auch die Imbibitionskräfte, mit welchen die humösen Bodenpartikel das Wasser festhalten, immer größer, je geringer die Menge ihres Imbibitionswassers wird.

Gerade dieser, mit Wasser nicht gesättigte Zustand ist der gewöhnliche, in welchem sich meist der Vegetationsboden befindet und in welchem er den Pflanzen am meisten zusagt. Denn in einem mit Wasser völlig erfüllten Boden finden die Wurzeln der Landpflanzen nicht diejenige Quantität von Luft, welche sie zu ihrer Athmung bedürfen, und gehen darin, wenn dieser Zustand längere Zeit andauert, zu Grunde. Die Wurzeln besitzen aber auch die Kraft, dem Boden noch Wasser zu entreißen, wenn dieser schon relativ wasserarm geworden ist. Wir sehen dies nicht bloß an dem noch lange sich frisch erhaltenden Stande der Vegetation, wenn der Boden schon den Eindruck großer Trockenheit macht, noch deutlicher aber an Topfculturen, in denen Pflanzen noch nicht welken, d. h. ihren Transpirationsverlust von den Wurzeln aus noch gedeckt bekommen, auch wenn der in den Töpfen enthaltene Boden uns schon sehr trocken vorkommt und wir nicht mehr im Stande sind, durch Druck Wasser aus ihm herauszupressen. Bei noch weiter gehendem Austrocknen des Bodens muss natürlich endlich ein Zustand eintreten, wo die noch übrigen letzten Wassermengen von den Bodentheilchen so festgehalten werden, dass kein Wasser mehr in das Wurzelhaar eintreten kann, dass also der Pflanzenkörper, da die Transpiration der Blätter fortgeht, an Wasser immer ärmer wird und zu welken beginnt, auch wenn die Pflanze sich in einer ziemlich feuchten Luft befindet. Sachs hat an Tabakpflanzen bestimmt, dass bei verschiedenen Bodenarten der Wassergehalt der letzteren ein verschiedener ist, wenn jener Punkt eintritt; denn als die jungen Tabakpflanzen zu welken anfingen, enthielt ein humusreicher Sand (der 46 % seines Gewichtes an Wasser festzuhalten vermochte) noch 12,3 %, ein Lehmboden (der 52,1 % seines Gewichtes Wasser festhalten konnte) noch 8 %, und ein grobkörniger Quarzsand (von 20,8 % wasserhaltender Kraft) noch 1,5 % seines bei 100° C. bestimmten Trockengewichtes an Wasser. — Von der Fähigkeit der Wurzeln die Absorptionskräfte des Erdbodens für gelöste Stoffe zu überwinden, sowie von der auflösenden Wirkung der Wurzelhaare gegenüber unlöslichen Bodenbestandtheilen wird in der Ernährung die Rede sein.

Die wasseraufsaugende Thätigkeit der Wurzeln wird auch von äußeren Factoren beeinflusst. Besonders wird, wie Sachs zeigte, durch Erniedrigung der Temperatur die Wurzelkraft geschwächt, indem für Tabak und Kürbis schon bei einer Abkühlung des Bodens auf + 3,7 bis 5° C. die Wasseraufsaugung so schwach wird, dass die Pflanzen zu welken beginnen, auch wenn der Boden genügend Wasser enthält. Dagegen sogen Kohlpflanzen und andere bei uns heimische Pflanzen selbst bei 0° C. Bodentemperatur noch genügend Wasser auf.

Literatur. Duhamel, Physique des arbres. Paris 1758. — de Candolle, Physiologie. Uebersetzt von Röper. Stuttgart 1833. — Ohlert, Linnaea 1837. pag. 624. — Sachs, Wurzelstudien. Landwirthsch. Versuchsstationen 1859. pag. 1. — Nobbe, Feine Verästelung der Pflanzenwurzel etc. Landwirthsch. Versuchsstationen 1862, 1872, 1875. — Hellriegel, Jahresbericht f. Agriculturchemie 1864. pag. 107. — Schumacher, Jahresbericht f. Agriculturchemie 1867. pag. 83. — Fraas, Wurzelleben

der Culturpflanzen. Leipzig 1870. — THIEL, in NATHUSIUS' Wandtafeln IV. Serie. Berlin 1876. — RESA, Periode der Wurzelbildung. Bonn 1877.

§ 40. II. Die Wasserströmung. Nachdem wir den Eintritt des Wassers in die Wurzeln betrachtet haben, verfolgen wir dasselbe auf seinem Wege durch die Pflanze. Es wurde schon oben flüchtig angedeutet, dass bei allen Pflanzen, welche große Verdunstungsflächen an der Luft besitzen, also vornehmlich bei den Landpflanzen, eine rasche Fortbewegung des von den Wurzeln aufgenommenen Wassers im Pflanzenkörper nach den Blättern, als den eigentlichen Transpirationsorganen, hin erfolgen muss. Man nennt deshalb diese Wasserströmung in der Pflanze auch den Transpirationsstrom. Die Frage, auf welchem Wege, d. h. in welchem Gewebe der Wurzeln, des Stammes, der Aeste und der Blätter das Wasser sich bewegt, ist schon seit ungefähr ein und einhalb Hundert Jahren gelöst worden durch die Versuche von STEPHAN HALES, DUHAMEL u. A. Bei den eigentlichen Holzpflanzen, also bei den Coniferen und Dicotylen, sowie bei den dicotylen Kräutern ist es der Holzkörper, in welchem die Wasserströmung emporsteigt. Der Fundamentalversuch, durch welchen dieser Satz bewiesen wird, besteht darin, dass man durch einen doppelten Ringschnitt am Stamme oder an einem Aste einen Rindenring abtrennt und so alle außerhalb des Holzkörpers liegenden Gewebeschichten unterbricht, oder dass man einen abgeschnittenen Ast an der Schnittfläche seiner Rinde beraubt und nur mit dem Holzkörper in Wasser eintauchen lässt. Würde der Transpirationsstrom ganz oder zum Theil durch die verschiedenen Gewebe des Rindenkörpers fortgeleitet, so müssten bei diesen Versuchen die Blätter des Baumes oder des betreffenden Astes bald welk und schließlich trocken werden. Das geschieht jedoch nicht; vielmehr bleiben sie wochenlang frisch und beweisen dadurch, dass trotz der Unterbrechung der Rinde ihnen soviel Wasser, als zur Transpiration nöthig ist, zugeleitet wird. Es bleibt also nur der Holzkörper als einziger Weg übrig, auf welchem dies in diesem Falle möglich war, denn das Mark in der Mitte des Stammes kommt nicht in Betracht, weil es meist entweder trocken oder bereits völlig zerstört ist. Wenn man dagegen einen Stamm oder Ast in der Weise operirt, dass an einer Stelle unter Schonung der Rinde der Holzkörper heraus geschnitten wird, oder wenn man an einem abgeschnittenen Ast von der Schnittfläche aus auf eine gewisse Strecke den Holzkörper entfernt und nur mit der stehen gebliebenen Rinde in Wasser eintauchen lässt, wobei also allein die Rindegewebe die Verbindung vermitteln, so tritt nach ganz kurzer Zeit schon Welken der Blätter ein. Die gleichen Erfolge beobachtet man auch, wenn diese Versuche an den Stengeln dicotyler Kräuter gemacht werden, bei denen ja auch ein cylindrischer oder rohrförmig geschlossener Holzkörper vorhanden ist. Beim Holzkörper der Bäume kommt aber das gewöhnlich dunkler gefärbte und härtere Kernholz bei der Wasserleitung nicht in Betracht, denn entfernt man mit dem Rindenring zugleich auch einen Ring des Splintholzes,

so dass nur der Kern zurückbleibt, so tritt gleichfalls schnell Verwelken der Blätter ein. Es ist also das Splintholz (S. 200), in welchem der Wasserstrom der Bäume aufsteigt.

Es ist nun eine berechtigte Schlussfolgerung, dass das Xylem überhaupt bei allen Pflanzen das wasserleitende Gewebe darstellt, auch dort, wo die Gefäßbündel nicht in einem Kreise angeordnet sind, wo also kein cylindrischer oder rohrförmiger Holzkörper vorhanden ist und der Ringelungsversuch nicht angestellt werden kann, wie an den Stämmen der Monocotylen, wo die Fibrovasalstränge zerstreut im Grundgewebe aufsteigen, und in allen Blättern, wo die Rippen und Nerven, weil in ihnen die Gefäßbündel verlaufen, das Berieselungssystem darstellen. Mit dieser Annahme steht im Einklange der bemerkenswerthe Umstand, dass bei sämmtlichen Pflanzen die Fibrovasalstränge im ganzen Pflanzenkörper auch wirklich in ununterbrochener Continuität von sämmtlichen Saugwurzeln an bis zu allen transpirirenden Organen sich befinden, also der Anforderung eines den ganzen Körper versorgenden Wasserleitungssystemes völlig genügen. Um das einzusehen, bedarf es nur der Betrachtung des Verlaufes der Fibrovasalstränge in der Pflanze, den wir in der Anatomie kennen gelernt haben. Jede Saugwurzel ist in ihrer ganzen Länge von einem Gefäßbündel durchzogen, welches an der Ursprungsstelle mit demjenigen der Wurzel nächster Ordnung, aus welcher die Saugwurzel entspringt, im Zusammenhange steht. So führen die Gefäßbündel des ganzen Wurzelsystems in denjenigen der Hauptwurzel zusammen, und dieses wieder setzt sich nach oben unmittelbar in die Gefäßbündel des Stengels fort, welche hier nach oben laufend als sogenannte Blattspuren in die einzelnen Blätter eintreten, wo sie sich zu dem reich gegliederten und in sich zusammenhängenden Netzwerk der Blattnerven verzweigen, welches mit seinen letzten feinsten Enden bis an jeden Punkt der Blattfläche dringt, so dass fast jede Zelle des Mesophylls in ihrer nächsten Nähe eine wasserzuführende Ader findet. Im Näheren sind diese Verhältnisse in der Anatomie beschrieben worden, wo wir auch das Transfusionsgewebe, sowie die letzten Nervenendigungen als aus kurzen Tracheïden bestehend kennen gelernt haben, welche das Wasser unmittelbar den ihnen anliegenden Parenchymzellen des Mesophylls übergeben. Auch nach den Blüthen und Früchten laufen vom Stengel aus durch die Blüthenstiele Fibrovasalstränge und verbreiten sich hier in allen Theilen, besonders sind die Hülsen, Schoten und anderen kapselartigen Früchte, sowie besonders die saftigen Früchte des Obstes in ihrem parenchymatischen Fruchtfleisch von einem reichen zusammenhängenden Gefäßbündelnetz durchzogen; endlich führt auch in den Funiculus eines jeden Samens von der Frucht aus ein kleiner Fibrovasalstrang. Die umstehende Figur 174 kann uns daher schematisch das Bewässerungssystem der Pflanze versinnlichen, indem die dunkelen dicken Linien den Verlauf der Gefäßbündel durch alle einzelnen Organe darstellen sollen.

Mit der Function des Holztheiles der Gefäßbündel als wasserleitendes

Gewebe ist es auch im Einklange, dass die Massenentwickelung der Fibrovasalstränge überall in Beziehung zu dem Wasserbedürfniss der

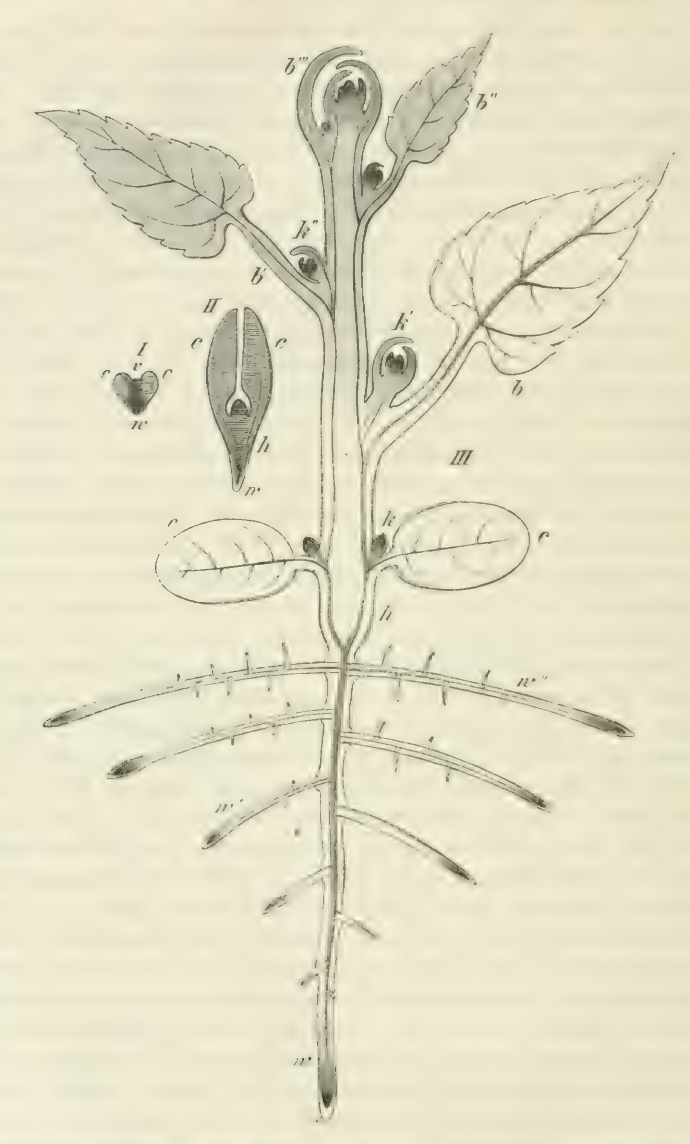


Fig. 174. Schematische Darstellung der Gefäßbündelvertheilung in der Pflanze. *I* und *II* embryonale Zustände, *III* die wachsende Pflanze; die schwarzen in den Pflanzenkörper eingezeichneten Linien bedeuten die Gefäßbündel in ihrem zusammenhängenden Verlaufe von allen Wurzeln aus bis in die Blätter und Stengelspitzen. Nach SACHS.

Pflanze steht. Bei den ganz im Wasser untergetaucht wachsenden Pflanzen, wo von einem Transpirationsstrom nicht die Rede sein kann, fehlt

auch das Xylem in den Gefäßbündeln ganz; bei den anderen Wasser- und Sumpfpflanzen, wo die Transpiration wenigstens nicht sehr bedeutend ist, haben auch die Fibrovasalstränge nur einen schwach entwickelten, meist nur aus einigen Gefäßen bestehenden Holztheil, und ähnliches zeigen die Succulenten, bei denen die Verdunstung gerade außerordentlich schwach ist, während die eigentlichen Landpflanzen, besonders diejenigen mit großen dünnen Blattflächen, entsprechend ihrer lebhaften Transpiration auch mit einem kräftig ausgebildeten Xylem ausgestattet sind. Am besten sind daher auch die Bäume, deren Laubkrone colossale Wassermengen transpirirt, mit einem wasserleitenden Holzkörper ausgerüstet, der diesen Pflanzen ja eben nicht bloß als mechanisches Festigungsgewebe, sondern auch zur Wasserleitung und als Wasserspeicher dient. Mit der Anforderung, dass bei den Bäumen den sich entfaltenden Frühjahrsknospen und den daraus sich entwickelnden blättertragenden jungen Trieben Wasser zugeführt werden soll, steht auch die alleinige Leitungsfähigkeit des Splintholzes im Einklange. Denn es wurde schon in der Anatomie darauf hingewiesen, dass der in jedem Jahre producirte jüngste Splintholzring des ganzen Baumes nach oben sich unmittelbar fortsetzt in das Gefäßbündelrohr der diesjährigen blättertragenden Zweige und nach unten in den jüngst gebildeten Saugwurzeln sein Ende hat, während die Holzringe der vorhergehenden Jahre in den Stumpfen der abgefallenen Blätter und Zweige der Vorjahre endigen, wo sie durch Verstopfung der Gefäße mit Thyllen oder Gummipfropfen in sogenanntes Schutzholz übergegangen und deshalb für Wassertransport unfähig geworden sind, was schließlich in den älteren Holzringen überall geschieht und die Bildung des ebenfalls für Wasserleitung ungeeigneten Kernholzes bedingt.

Es hat auch Interesse zu wissen, mit welcher Schnelligkeit ein Wassertheilchen in dem Transpirationsstrom innerhalb des Holzkörpers sich fortbewegt. Wir haben dabei nicht die Fortpflanzung einer Wasserbewegung im Auge, wie etwa aus dem einen Ende eines mit Wasser gefüllten Rohres sogleich Wasser ausfließt, wenn in das andere Ende Wasser gepresst wird. Um jene Frage zu beantworten, lässt man gewisse Lösungen von der Pflanze aufsaugen und ermittelt, bis zu welcher Höhe dieselben in bestimmter Zeit aufgestiegen sind. Farbstofflösungen sind jedoch hierzu ungeeignet, weil die Holzzellwände den Farbstoff an sich reißen, während das Lösungswasser im Holze voraus-eilt, ähnlich wie in einem in eine Farbstofflösung eintauchenden Streifen Filtrirpapier der Farbstoff nur langsam emporsteigt, während farblose Flüssigkeit viel rascher hinaufeilt. Eine solche Trennung von Wasser und Gelöstem findet dagegen nicht statt, wenn man eine Lösung von salpetersaurem Lithion anwendet. Nach dem Vorgang von Mac Nab und Pfitzer hat unter Vermeidung der von jenen Beobachtern nicht berücksichtigten Fehlerquellen Sachs derartige Versuche gemacht, indem er in Blumentöpfen wachsende Pflanzen mit einer Lösung von salpetersaurem Lithion begoss und das letztere dann im Innern der Pflanze spectral-

analytisch nachwies durch die intensivrothe Linie, welche für das Spectrum des Lithiums charakteristisch ist. Es zeigte sich, dass das Lithium in Helianthus annuus bis zu 70, in Vitis vinifera bis zu 98, in Musa sapientum bis zu 107, in Nicotiana Tabacum bis zu 118 und in Albizzia lophantha bis 206 cm pro Stunde stieg. Die Pflanzen befanden sich dabei unter den normalen Bedingungen einer lebhaften Transpiration. Es versteht sich von selbst, dass bei schwacher Verdunstung der Blätter auch die Geschwindigkeit der Wasserbewegung im Holze sich vermindert, und dass bei völligem Stillstand der Transpiration die Bewegung im Holze ebenfalls stillsteht oder auf eine minimale Größe sinkt. Dieser letztere Fall wird also zutreffen, wenn belaubte Pflanzen in einer mit Wasserdampf völlig gesättigten Luft sich befinden, und bei den Bäumen im winterlichen unbelaubten Zustande.

Um nun für das Aufsteigen des Wassers in der Pflanze eine physikalische Erklärung zu gewinnen, ist es vor allem nöthig eine klare Vorstellung davon zu haben, wo eigentlich das Wasser im Holze sich fortbewegt. Die Betrachtung jedes Querschnittes durch das Holz genügt, um sich zu sagen, dass bei dieser Bewegung nur zwei Wege möglich sind: da das Holz aus hohlen Röhren und hohlen Zellen mit festen dicken zusammenhängenden Wänden besteht, also einen porösen Körper darstellt, so könnte das Wasser entweder in den Hohlräumen oder in der Substanz der Wände der Holzelemente sich fortbewegen. Bis in die jüngste Zeit war man getheilter Ansicht darüber, auf welchem von beiden Wegen in Wirklichkeit das Wasser sich bewegt, und jede der beiden Theorien hat die bedeutendsten Physiologen unter ihren Vertretern gehabt. Gegenwärtig muss aber die Vorstellung, dass das aufsteigende Wasser **sich in den Hohlräumen des Holzes bewegt**, als durch die gewichtigsten Beweisgründe festgestellt betrachtet werden.

Die als Imbibitionstheorie bezeichnete Ansicht, dass das Wasser in der Substanz der Wände des Holzgewebes geleitet wird, und welche in Sachs ihren Hauptvertreter hat, geht von der allerdings hierbei beachtenswerthen Thatsache aus, dass die Substanz der Holzzellmembranen für Wasser imbibitionsfähig und im frischen Holze auch wirklich damit durchtränkt ist, mithin auch seinem Imbibitionswasser eine Beweglichkeit gestatten muss. Diese Theorie betrachtet also das Aufsteigen des Wassers als eine Bewegung von Wassermolekülen zwischen den Micellen der Holzzellwände (S. 277) und stellt sich vor, dass diese Bewegung dann eintritt, wenn am oberen Ende dieses Systemes die Holzzellwände einen Theil ihrer Wassermoleküle verlieren, und dass, wenn durch diesen Verlust ihr Sättigungszustand mit Wasser gestört ist, sie das Gleichgewicht dadurch wieder herzustellen suchen, dass sie den nächstbenachbarten Holzzellen Wasser entziehen, die ihrerseits aus demselben Grunde es wieder von tieferen Theilen des Holzkörpers in sich aufnehmen, bis sich endlich diese rückgreifende Bewegung bis in die jungen Wurzeln fortpflanzt, welche das Wasser aus der Erde aufnehmen. Ihre Beweise glaubte die Imbibitionstheorie in dem Umstande zu finden, dass das Coniferenholz, welchem die Gefäße fehlen, nur aus Tracheïden besteht, welche nicht in offener Verbindung mit einander stehen, so dass also hier ein Aufsteigen von Wasser wie in Capillarröhren unmöglich ist. Das Geschlossensein der Hoftüpfelmembranen (S. 75) ist nicht nur anatomisch festgestellt, sondern kann auch durch Filtrationsversuche bewiesen werden, bei denen man durch hydrostatischen Druck durch ein Stück eines Coni-

ferenholzes eine Zinnoberemulsion filtriren lässt, welche unten aus dem Holz klar, frei von Zinnober abläuft, indem dieser bereits in den obersten angeschnittenen Zellhöhlen zurückgehalten wird, weil er die Schließmembranen der Tüpfel nicht passiren kann. Auch auf die Thatsache ist Gewicht gelegt worden, dass die Hohlräume der Holzzellen und der Gefäße im frischen Holze überhaupt nicht mit Wasser gefüllt sind, oder wenigstens nicht vollständig, wie man allerdings daraus sehen kann, dass ein frisches Stück Holz, unmittelbar aus der Pflanze herausgeschnitten, auf Wasser schwimmt und erst dann weiter ein- oder untersinkt, wenn es mehr Wasser in sich aufgenommen hat, was nicht anders erklärbar ist, als dass im Holze Hohlräume enthalten sein müssen, die nicht mit Wasser gefüllt sind. Die Anhänger der Imbibitionstheorie haben einen Beweis auch darin finden wollen, dass die Blätter eines transpirirenden Stengels frisch bleiben, wenn man denselben scharf einknickt, wodurch nach ihrer Meinung ein wasserhaltiges Lumen in den Gefäßen an der Knickstelle nicht mehr vorhanden sein kann, oder wenn man an einem Stamme an gegenüberliegenden Seiten zwei übereinanderstehende bis zur Mitte gehende Einkerbungen macht, wodurch die Continuität der Gefäßlumina ebenfalls unterbrochen werden sollte. Indessen sind diese Voraussetzungen unzutreffend, denn auch an Knickstellen bleibt das Gefäßlumen offen, und nicht alle Gefäße laufen in gleichbleibend senkrechter Richtung nach oben, sondern biegen vielfach in schiefem Verlaufe seitlich aus; darum wird der Transpirationsstrom nicht gestört, wenn die entgegengesetzten Einschnitte weiter als 12 cm entfernt sind, sinkt dagegen, wie F. Darwin und Philipps nachwiesen, wirklich auf ein Minimum, wenn sie sehr nahe übereinanderstehen. Die alten Versuche, bei denen man den Weg des aufsteigenden Wassers dadurch zu ermitteln suchte, dass man farbige Lösungen von den Pflanzen aufsaugen ließ, haben auch die Anhänger der Imbibitionstheorie nicht als brauchbar anerkannt. Man sieht dabei nach und nach die Holzbündel in ihren Membranen sich färben und den Farbstoff durch die ganze Pflanze leiten, was aber dadurch sich erklärt, dass verholzte Zellmembranen die meisten Farbstoffe an sich reißen und in sich aufspeichern, wenn sie mit Lösungen solcher benetzt sind.

Die andere Vorstellung von der Wasserbewegung im Holze kann man die Gefäßtheorie nennen; es soll mit diesem Worte gesagt sein, dass die hohlen gefäßartigen Räume des Holzkörpers die Bahn der Bewegung darstellen. Diese Theorie hatte eigentlich von jeher in der Physiologie bestanden, freilich ohne genügende Beweise, bis Sachs dagegen seine Imbibitionstheorie aufstellte. Sie ist aber in der neueren Zeit seitens vieler Forscher durch die kräftigsten Beweise gestützt worden. Dieselbe drängte sich schon aus dem Grunde als die natürlichste auf, weil sonst die hohlen Röhren, was doch die Gefäße und Tracheïden sind, nutzlos wären, und weil gerade die Gefäße mit ihren dünnen Wänden sehr schlecht geeignet sein würden, dem Wasser als Weg zu dienen, wenn dasselbe nur in der Substanz der Wände sich fortbewegte. Die dickwandigen Elemente des Holzes, also die Libriformfasern, welche nach der Imbibitionstheorie die wirkungsvollsten Wasserleiter sein würden, sind vielmehr nur zur Festigung des Stammes und seiner Aeste bestimmte mechanische Zellen (S. 181), die daher auch vielfach fehlen. Dagegen sind die Gefäße und die sie vertretenden Tracheïden der nie fehlende und oft alleinige Bestandtheil des Xylems der Gefäßbündel. In der That sind die Ring- und Spiralgefäße, aus welchen der Holztheil eines Gefäßbündels zum mindesten besteht, die einzigen Organe, welche ausnahmslos in einem ununterbrochenen Zusammenhang von den Wurzeln bis zu den transpirirenden Flächen des Pflanzenkörpers stehen. Einen ganz schlagenden Beweis hierfür, auf den Russow zuerst die Aufmerksamkeit lenkte, geben uns die vielen Pflanzen mit sogenannten basalen oder intercalaren Vegetationspunkten, wie z. B. die Blätter und viele Schäfte monocotyler Pflanzen, die, solange sie noch nicht ihr Wachsthum beendigt haben, an ihrer untersten Basis, oder wie die Halme des Getreides und anderer Gramineen, am Grunde jedes Halminternodiums aus einem Meristem, d. h. aus lauter dünnwandigen theilungsfähigen Zellen bestehen, wo dickwandige Holz- oder Bastzellen fehlen, wo aber immer Stränge aus Ring- und Spiralgefäßen die Communication zwischen oben und unten vermitteln und uns den

Weg bezeichnen, auf welchem der Transpirationsstrom diese Stellen passirt. In einem Ring- oder Spiralgefäß ist nun aber der Transport von Wasser schlechterdings nicht anders denkbar als in dem Hohlraume; die sehr dünnen Membranen dieser Gefäße, welche nur stellenweise durch querstehende Ringfasern oder durch spiralige Verdickungsbänder ausgesteift sind, können in ihrer Substanz Wasser durch Imbibition kaum fortleiten. Dass die Lumina der Gefäße und Tracheïden in der Pflanze nicht vollständig mit Wasser erfüllt sind, ist ja noch kein Beweis gegen die Bewegung des letzteren in diesen Hohlräumen. Wenn man Holz aus einem Baume herausschneidet oder einen Stengel an der Luft von der Pflanze abtrennt und das Object dann in dünne Längsschnitte zerlegt, um es mikroskopisch betrachten zu können, so findet man allerdings die Gefäße und Tracheïden gewöhnlich mit Luft erfüllt. Die letztere ist aber größtentheils erst bei der Präparation in diese Hohlräume eingedrungen. Trennt man jedoch die Theile unter Wasser von der Pflanze ab und fertigt dann nicht zu dünne Schnitte an, so sieht man, dass in jenen Organen Wasser, allerdings von größeren oder kleineren Luftblasen unterbrochen, enthalten ist. Im frischen Holze ist also nicht bloß in den Wandungen imbibirt enthaltenes Wasser vorhanden, sondern auch flüssiges Wasser in den Hohlräumen; es ergiebt sich das auch aus R. Hartig's und besonders aus den nach einer einwurfsfreieren Methode ausgeführten Bestimmungen Godlewski's, wonach ein zwischen Uhrgläschen langsam austrocknendes Holzstück, so lange als es noch keine Volumenabnahme zu zeigen beginnt, auch nur das in den Hohlräumen enthaltene Wasser abgiebt und dann erst das imbibirte Wasser der Membranen zu verlieren anfängt.

Für die Gefäßtheorie haben wir folgende Beweise. Wenn man nach Elfving durch ein Zweigstück von Taxus eine Eosinlösung filtrirt, so zeigen darnach Längsschnitte durch das Holz, die man in Oel legt, die Wände der Holzzellen farblos, aber die Lumina abwechselnd mit Luftblasen und mehr oder weniger rother Flüssigkeit erfüllt, die nur durch die Tüpfel communicirt. Ist hierdurch die Wasserbewegung in den Hohlräumen der Tracheïden bewiesen, so lässt sich durch einen anderen Versuch von Elfving auch die wirkliche Unwegsamkeit der Membranen für den Wassertransport darthun. Saugt man geschmolzene, mit Alkannin gefärbte Cacaobutter oder, wie es Errera that, um die Einwände gegen eine fettartige Substanz zu beseitigen, mit durch Tusche gefärbte Gelatinelösung in einen frischen Taxuszweig, so werden durch diese Injection die Hohlräume des Holzes verstopft, während die Membranen farblos bleiben, wie die mikroskopische Prüfung ergiebt. So injicirte Zweige lassen aber durch Druck auch nicht die geringste Menge von Wasser durch sich hindurchpressen, und abgeschnittene Zweige, die an ihrer Schnittfläche in dieser Weise injicirt sind, welken sehr bald, während mit nicht injicirter Schnittfläche in Wasser gestellte Zweige frisch bleiben. Das Holz ist also hierbei durch die bloße Verstopfung seiner Hohlräume, ohne dass eine Veränderung der Wände seiner Zellen eingetreten ist, für Wasserleitung unfähig geworden. Nicht minder deutlich spricht für die Bewegung des Wassers in den Hohlräumen des Holzes die Erscheinung, dass transpirirende Zweige oder Stengel, die man abgeschnitten und in Wasser gestellt hat, nach einiger Zeit welken, also nicht mehr Wasser genug emporheben, was seine Erklärung darin findet, dass an der Schnittfläche die Gefäßlumina und die zarten Schließhäute der Tracheïden verstopft werden durch unlösliche Bestandtheile, welche im Wasser enthalten waren, und durch Entwickelung schleimiger Bakterienmassen; denn wenn man dann das untere Stengelende abschneidet, so wird dadurch die Wasseraufnahme wieder sehr beschleunigt. Auch unter normalen Verhältnissen können die Hohlräume eines Holzes bald offen, bald verstopft sein, und auch dann finden wir die entsprechende Wegsamkeit oder Unwegsamkeit für Wasser. Wenn man aus dem Splintholze eines Baumes, sei es Laub- oder Nadelholz, einen Cylinder in der natürlichen Längsrichtung anfertigt und denselben mit Wasser injicirt, so wird schon durch das Aufbringen einer dünnen Wasserschicht auf die obere Schnittfläche das Wasser im Holze leicht in Bewegung gesetzt, wie man an dem Abfließen einer gleichen Wassermenge aus der unteren Schnittfläche erkennt. Hat man aber vorher die untere Schnittfläche verkittet, so wird das oben

aufgebrachte Wasser selbst durch starken Quecksilberdruck nicht an den Seiten des Holzcylinders hervorgepresst; dies tritt nur an den Stellen ein, wo man Nadelstiche in den Holzcylinder macht, weil dadurch die Gefäßröhren seitlich geöffnet werden. Wählt man zu diesem Versuche Kernholz, so lässt sich, wie SACHS constatirte, selbst durch hohen Druck kein Wasser hindurchpressen; und im Einklange damit steht der R. HARTIG'sche Versuch, wonach belaubte Bäume welken, wenn der Stamm ringförmig bis auf das Kernholz eingesägt wird. Die Erklärung hierfür ergiebt sich aus der in der Anatomie besprochenen Erscheinung, dass die Lumina der Gefäße, Tracheïden etc. im Kernholze durch Bildung von Thyllen oder von Gummipfropfen verstopft sind; die Lumina der Holzelemente erweisen sich dadurch als die eigentlichen Wasserwege, denn die Wandungen sind auch im Kernholze für Wasser imbibitionsfähig. Die gleiche Unwegsamkeit für Wasser ist durch ähnliche Filtrationsversuche auch für das Schutzholz (s. S. 200), welches alle Wundstellen des Holzkörpers bedeckt und anatomisch dieselbe Verstopfung der Lumina aufweist, von TEMME in einer bei mir angestellten Untersuchung nachgewiesen worden. Uebrigens ist nach WIELER nicht einmal der ganze Splint für Wasser leitungsfähig, indem schon die älteren Splintringe in Folge von Verstopfung mit Gummi und Thyllen impermeabel werden, so dass also die Wasserleitung nur in einem oder wenigen Splintringen vor sich gehen kann. Im Einklange mit der Auffassung, dass die Wasserströmung in den Lumina der Holzelemente erfolgt, steht auch die von SACHS constatirte geringe Wegsamkeit des Herbstholzes für Wasser gegenüber dem Frühlingsholze, weil im letzteren die Lumina der Holzelemente viel weiter sind; desgleichen die Beobachtungen WIESNER's, welcher die Leitungsfähigkeit des Holzes in verschiedener Richtung prüfte, was er aus der Gewichtsabnahme durch Transpiration bestimmte, wenn er an Holzwürfeln die Flächen mit Klebwachs bedeckte und nur bestimmte Flächen frei ließ, und wobei durch die Querschnittsflächen (Hirnflächen) der stärkste Wasserverlust eintrat, was die größte Leitungsfähigkeit in der Längsrichtung, d. h. in der Richtung, in welcher die Gefäße laufen, bedeutet.

Wir haben uns hiernach vorzustellen, dass im Holze Wasserfäden bestehen, welche bei den Laubhölzern, wie überhaupt bei allen mit Gefäßen versehenen Angiospermen, in dem continuirlichen Lumen der Gefäße hauptsächlich zu suchen sind. Aber auch im Coniferenholze bestehen Wasserfäden, welche im Lumen der Tracheïden sich befinden, wo sie allerdings durch die Tüpfelmembranen (vergl. Fig. 43, S. 76) getrennt sind. Diese außerordentlich dünnen Tüpfelschließhäute sind aber für Wasser so leicht durchlässig, dass sie der Bewegung des Wasserfadens kein Hinderniss in den Weg setzen. Dies hat ELFVING dadurch bewiesen, dass er gedrechselte Cylinder, sowohl in radialer, als auch in tangentialer Richtung aus Coniferenholz anfertigte und Eosinlösung durch sie zu pressen versuchte; die in tangentialer Richtung genommenen Cylinder ließen dies mit größter Leichtigkeit geschehen, nicht aber die in radialer Richtung angefertigten; es ist dies durch die allein auf den Radialwänden stehenden, also in tangentialer Richtung die Communication vermittelnden Tüpfel zu erklären. Im Coniferenholze sind also die Tüpfel die Durchgangsstellen für das von Tracheïde zu Tracheïde aufsteigende Wasser, welches sich also hier in Schlangenlinien bewegt. Diese Besonderheit hängt eben damit zusammen, dass bei den Coniferen echte Gefäße fehlen und die Tracheïden als die einzigen Elementarorgane des Holzes neben der Function der Wasserleitung zugleich auch die der Festigung übernehmen müssen, wozu sie in der Hauptsache dicke, also für Wasser schwer passirbare Wände brauchen, während bei den Laubbäumen die Gefäße ausschließlich Wasserleitungsorgane sind und den Libriformzellen allein der Dienst der mechanischen Gewebe zugewiesen ist. Da die Bewegung des Wassers in den Hohlräumen des Holzes erfolgt, so ist es augenscheinlich zweckmäßig, dass der Baum im Frühjahre zuerst sogenanntes Frühlingsholz mit vielen weiten Gefäßen oder Tracheïden bildet, um dem hohen Wasserbedürfniss der neuen Belaubung zu genügen, und erst im Spätsommer zur Bildung der mehr den mechanischen Zwecken dienenden dickwandigen Herbstholzzellen übergeht.

Die bewegende Kraft des Transpirationsstromes suchte man früher in der Capillarität, indem man sich die Hohlräume des Holzes wie Capillarröhren wirkend vorstellte. Diese Annahme ist jedoch deshalb unzutreffend, weil die Wasserfäden in den Gefäßen von Luftblasen unterbrochen sind, also eine sogenannte JAMIN'sche Kette darstellen, welche die capillare Fortbewegung des Wassers sehr erschwert, abgesehen davon, dass die Tracheïden durch die Tüpfelschließhäute geschlossen sind. Vielmehr bewirkt die JAMIN'sche Kette, dass die Wasserfäden auf ihrer Höhe getragen werden und keinen Druck nach unten ausüben; dabei verhindert sie jedoch nicht den Uebertritt von Wasser in die benachbarten Zellen der Gefäße oder in benachbarte Tracheïden, sondern bewirkt nur Unbeweglichkeit der an die Luftblasen grenzenden Menisken. Die Bewegung wird vielmehr ganz allgemein durch eine Saugkraft erzeugt, welche in den oberen Theilen des Pflanzenkörpers ihren Sitz hat und das Wasser nach dort hinaufzieht. Von der Existenz dieser Kraft, welche schon STEPHAN HALES (1748) bekannt war, kann man sich leicht überzeugen, wenn man einen abgeschnittenen beblätterten Zweig in den einen Schenkel einer U-förmigen Röhre luftdicht einsetzt, welcher Wasser enthält, das unten durch Quecksilber gesperrt ist (Fig. 175): Während ein solcher Zweig transpirirt, nimmt er zum Ersatze des Verdunstungsverlustes ein gleiches Quantum Wasser aus der Röhre auf, und dies geschieht mit solcher Kraft, dass das Quecksilber in demselben Schenkel der Röhre mit emporgezogen wird und also im anderen Schenkel um ebensoviel sinkt. Das Gewicht der Quecksilbersäule, welche der Differenz in der Höhe des Quecksilberstandes im Schenkel *a* und *b* entspricht, ist ein Ausdruck für die Größe der Saugkraft des Versuchszweiges; bisweilen steigt hierbei das Quecksilber um 30 cm höher als im anderen Schenkel. Auch wenn man in den Stamm eines belaubten Baumes Manometerröhren, welche Quecksilber enthalten, luftdicht einsetzt, so zeigen diese eine bedeutende Saugkraft an, die man bis zu 76 cm Quecksilberdruck beobachtet hat.

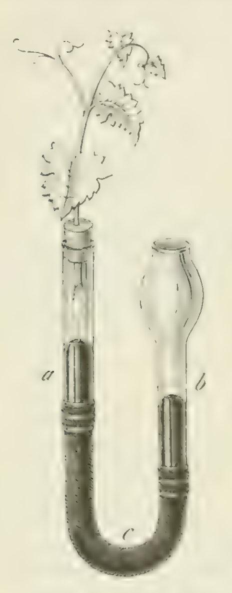


Fig. 175. Versuch zur Demonstration der Saugkraft transpirirender Blätter. Die Glasröhren *a* und *b* sind durch das Kautschukrohr *c* verbunden und enthalten Quecksilber, über *a* Wasser. Nach PFEFFER.

Die Saugkraft der Wasserbewegung kann auf verschiedene Weise erzeugt werden, aber jedenfalls beruht sie unmittelbar immer darauf, dass nach der von BÖHM herrührenden Theorie eine Luftverdünnung in den Gefäßen und Tracheïden der oberen Theile der Pflanze besteht. Die Tension der Luft in den kleinen Luftblasen und Luftsäulen, welche in den Wasserfäden der Gefäße und Tracheïden enthalten sind, ist in den

oberen Theilen eine geringere als in den tiefer liegenden Theilen. Die unmittelbare Folge davon ist, dass die Luft der unteren Partien des Holzkörpers sich nach oben hin ausdehnt und dabei die über ihr stehenden Wassersäulchen emporschiebt. Zu einer Ausgleichung des Luftdruckes innerhalb des Gefäßsystemes kommt es aber nicht, solange als die Ursache der Luftverdünnung in den oberen Theilen fortbesteht, so dass also auch die Saugwirkung eine dauernde ist und sich bis nach den Wurzeln fortpflanzt, weil das Gefäßsystem durch die ganze Pflanze continuirlich ist.

Die Luftverdünnung selbst kommt nun in den Gefäßen auf folgende Weise zu Stande. Zunächst ist hier an eine Ursache zu denken, die man bisher so gut wie übersehen hat. Diese liegt im Wachsen der Pflanze. Wenn der anfangs noch ganz kurze Stengel der Keimpflanze durch Spitzenwachsthum immer länger und länger wird, so verlängern sich in gleichem Maße die vielen Gefäßröhren, die er in sich birgt, weil nach oben fortschreitend eine gefäßbildende Procambiumzelle nach der anderen ihres Saftes verlustig geht, indem die benachbarten Zellen denselben aufsaugen und dadurch das Gefäß zu einer luftführenden Röhre machen. Durch die gleichzeitige Verlängerung des Gefäßes muss die Binnenluft verdünnt werden und saugend auf die tiefer stehenden Wasser- und Luftfäden desselben Gefäßes wirken, gerade so, wie man in einem zusammenhängenden und oben verschlossenen Systeme in einander geschachtelter Röhren Wasser emporsaugen kann, wenn man die Röhrenstücke aus einander zieht. Dieses einfache Princip der Erweiterung des geschlossenen trachealen Systemes durch Wachsthum trifft auch bei der Bildung und dem Wachsen jedes einzelnen Blattes und ebenso auch bei der Neuanlegung aller der Gefäße zu, welche beim secundären Dickenwachsthum des Holzkörpers gebildet werden, und erklärt in sehr einfacher Weise, wie selbst bis in die höchsten Pflanzentheile das Wasser einfach beim Wachsen selbst mit nachgesogen wird. Dass diese Vorstellung auch da zutrifft, wo Tracheïden die Hauptwasserwege bilden, ist einleuchtend.

Wo das Wachsen beendigt ist, bewirkt eine zweite Ursache eine fortdauernde Luftverdünnung im Gefäßsysteme, d. i. die Transpiration, welche in den oberen Theilen der Pflanze, vorzugsweise an den Blättern, stattfindet. Wenn die Epidermiszellen durch Transpiration Wasser verlieren, so entziehen dieselben als diosmotisch wirkende Organe den angrenzenden Mesophyllzellen einen Theil ihres Wassers, und diese wiederum decken diesen Verlust aus den Parenchymzellen, welche überall die Tracheïden der letzten Nervenendigungen umgeben (Fig. 135, S. 192). Diese saftreichen parenchymatischen Begleitzellen der Tracheïden-Enden sind nicht minder kräftig endosmotisch wirkende Apparate, welche daher mit Leichtigkeit neues Wasser aus dem Gefäßsysteme aufzusaugen vermögen. Um das Volumen jedes Wassertheilchens, welches auf diesem Wege aus dem Gefäßsysteme verschwindet, muss nun die in dem letzteren mitenthaltene Luft verdünnter werden. Die Folge davon ist also wiederum

eine Saugwirkung, welche auf die in den tieferen Partien des Gefäßsystemes enthaltene Luft ausgeübt wird; die letztere muss also nach oben drückend immer neue Wassersäulchen vor sich her schieben bis dorthin, wo die Saugkraft ihren Sitz hat.

Im Anschlusse hieran mögen noch einige Thatsachen erwähnt sein, welche mit dem verminderten Luftdrucke, unter welchem die Gefäßluft in der Pflanze steht, zusammenhängen. Wenn man von einer unverletzten, im Boden wurzelnden, wachsenden und transpirirenden Pflanze einen beblätterten Stengel unter Quecksilber oder unter einer Farbstofflösung abschneidet, so dringt, wie Höhnel zuerst beobachtete, die Flüssigkeit sogleich in die Gefäße ein, welche dann nicht selten bis auf 50—60 cm von der Schnittfläche entfernt damit injicirt werden. Wird an eine soeben angefertigte Astschnittfläche eine Glasröhre luftdicht angesetzt, welche man mit dem unteren Ende in Wasser tauchen lässt, so steigt das letztere sehr bald allmählich in der Röhre in die Höhe, zum Zeichen, dass in der Pflanze der die Luftverdünnung bewirkende Process immer fortgeht. Im Winter, wo die Transpiration und damit auch die Saugkraft sehr gering sind, findet man auch die Luft in den Gefäßen wenig oder nicht verdünnt. Sprosse, die man in der Luft abschneidet, zeigen, auch wenn man sie alsbald in Wasser stellt, vorübergehend Welken, während dies nicht eintritt, wenn man das Abschneiden unter Wasser vornimmt. Im ersten Falle dringt nämlich sofort Außenluft in die Gefäße ein, und dies ist ja auch der Grund, warum man dann in den Gefäßen nur Luft findet; dadurch ist aber auch der negative Druck in den Gefäßen ausgeglichen und die Pumpkraft vorübergehend aufgehoben, während beim Durchschneiden unter Wasser statt Luft Wasser in die Gefäße gesogen wird. Auch werden abgeschnittene Pflanzen leichter wieder frisch, wenn man sie in warmes Wasser stellt, weil die dadurch erwärmte Gefäßluft beim Abkühlen unter negativen Druck kommt. Ueberhaupt wird man jede Abkühlung der Pflanze, wie sie ja durch die Transpiration, sowie durch die sinkende Lufttemperatur des Abends bewirkt wird, als einen das Volumen der Gefäßluft vermindernden und daher zur Steigerung der Saugkraft beitragenden Factor anzusehen haben. Wird ein im Winter abgeschnittenes Zweigstück erwärmt, so tritt in Folge der Ausdehnung der Gefäßluft Wasser aus dem Querschnitte hervor, welches beim Abkühlen des Zweiges wieder eingesogen wird. Begreiflicher Weise ist auch das Abgeschlossensein der Gefäßröhren nach außen eine wichtige Bedingung für das Zustandekommen des negativen Luftdruckes im Holze. Daher ist die regelmäßig nach jeder Verwundung des Holzkörpers eintretende Bildung von Schutzholz (S. 200) über die ganze Wundfläche bedeutungsvoll, indem durch die Verstopfung der Lumina der Holzelemente des Schutzholzes die Binnenluft wieder abgeschlossen wird.

Für das Zustandekommen der Saugkraft ist es übrigens gleichgiltig, ob die in dem Lumen der Holzelemente enthaltenen Gasblasen aus Luft oder, wie Scheit will, aus Wasserdampf bestehen. Ohne Zweifel wird aber bei Temperaturerniedrigung der oberen Theile der Pflanze auch

eine Destillationsbewegung, wie sie Scheit nennt, bei dem Transport des Wassers nach oben mitwirken, indem in den Gefäßen und Tracheïden dampfförmiges Wasser sich verdichtet.

An der Wasserbewegung im Holze kann außer der Saugung noch eine andere Kraft sich betheiligen, welche im Gegensatz zu jener als Druckkraft erscheint. Dieselbe wird erzeugt schon beim Eintritte des Wassers in die Gefäße der Saugwurzeln und ist darum als Wurzelkraft bezeichnet worden. Wir werden uns mit den durch sie hervorgerufenen Erscheinungen im nächsten Kapitel näher zu beschäftigen haben. Das durch Endosmose von den Epidermiszellen der Wurzel aufgenommene Wasser filtrirt durch den osmotischen Druck, der in diesen Zellen sich herstellt, nach den Rindezellen der Wurzel. Es ist dies nur möglich unter der Annahme, dass der Filtrationswiderstand der Membran dieser Zellen an der Innenwand geringer ist als an der Außenwand, weil sonst das Wasser eben so leicht wieder aus der Wurzel hinausgepresst werden würde. Von den Rindezellen wird das Wasser aus dem gleichen Grunde bis nach den Parenchymzellen getrieben, welche die Gefäße der Wurzel direct umgeben. Die gegen die Wurzelrinde orientirte Lage der Gefäßstrahlen ist für die Beförderung des Wassers nach den Gefäßen augenscheinlich zweckmäßig. Desgleichen sind die Durchgangsstellen der Endodermis (S. 228) für diese Wasserbeförderung von Wichtigkeit. Die Parenchymzellen, welche die Gefäße direct umgeben, sind offenbar sehr kräftig diosmotisch wirksame Organe, wie schon aus ihrer ganzen Beschaffenheit hervorgeht. Die dünnen Membranstellen, mit welchen die Gefäße an diese Zellen grenzen, setzen wahrscheinlich dem unter osmotischem Drucke stehenden Wasser im Saftraume dieser Zellen den geringsten Widerstand entgegen, und so wird das Wasser in die Gefäßlumina mit einer gewissen Kraft hineingepresst (vergl. die schematische Darstellung dieses Apparates in Fig. 176). Die Summe dieser von den einzelnen Zellen ausgeübten Druckkräfte ist das, was wir die Wurzelkraft oder den Wurzeldruck nennen. Durch sie wird das Wasser im Gefäßsysteme von den Wurzeln aus bis zu ansehnlichen Höhen gehoben, wie wir im nächsten Paragraph sehen werden. Der von den Wurzeln ausgeübte Druck vermag jedoch im günstigsten Falle nur eine Wassersäule von einigen Metern Länge zu tragen, würde also nicht genügen, das Aufsteigen des Wassers bis in die höchsten Bäume zu erklären. Allein wir sind berechtigt anzunehmen,

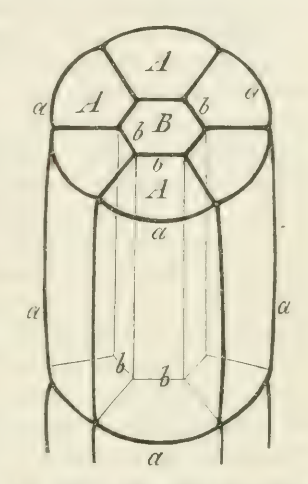


Fig. 176. Schematische Darstellung eines Gefäßrohres *B*, welches von diosmotisch wirksamen Parenchymzellen *A A A* umgeben ist. Die Außenwände *a* derselben sind der endosmotischen Einströmung von Wasser günstig, bieten einen hohen Filtrationswiderstand dar, wogegen die an das Gefäßrohr angrenzenden Innenwände *b* in höherem Grade filtrationsfähig sind. Nach Sachs.

dass auch an allen höher gelegenen Punkten des Verlaufs der Gefäßbündel durch die Pflanze solche Druckpumpwirkungen zu Stande kommen, was nicht nur experimentell bestätigt worden, sondern auch daraus zu schließen ist, dass die Gefäße und Tracheïden überall mit osmotisch wirkungsfähigen Parenchymzellen in Berührung stehen, wie es ja an den primordialen Gefäßen durchgängig Regel ist (Fig. 125, S. 180), und auch an den Gefäßen und Tracheïden im secundären Holze bezüglich der Holzparenchym- und der Markstrahlzellen zutrifft. Wir erkennen hieraus die wichtige Bedeutung der Parenchymzellen, mit denen Gefäße und Tracheïden immer vergesellschaftet sind, und insbesondere der Markstrahlen des Holzes für die Wasserbewegung, denn wir können uns sehr wohl denken, wie diese Zellen abwechselnd als Druck- und Saugpumpen functioniren, da sie ja ebenso gut auch Wasser aus den Gefäßen und Tracheïden in sich hereinsaugen können. Man kann also auch mit Janse und Westermaier an eine Art Kletterbewegung denken. Es könnte das Wasser aus dem Gefäße von den angrenzenden Parenchymzellen durch osmotische Saugung aufgenommen und eine weitere Strecke im Parenchym selbst erhoben, dann aber an einem höheren Punkte wieder in das Gefäß hinein filtrirt werden. Und bei den Coniferen könnten die zwischen zwei Tracheïden liegenden Markstrahlzellen stets aus der tiefer gelegenen Tracheïde Wasser osmotisch aufsaugen und es in die höher gelegenen Tracheïden pressen. Es mag nur noch erwähnt sein, dass Russow die Construction der Hoftüpfel der Tracheïden in Beziehung zu diesen Functionen zu bringen suchte; die einseitigen Hoftüpfel, mit welchen die Tracheïden an Markstrahl- und Holzparenchymzellen grenzen, würden für die Erzeugung des positiven Druckes, die zweiseitigen, mit welchen die Tracheïden unter sich communiciren, für diejenige der Saugung bestimmt sein, indem die Tüpfelschließhaut jedesmal von derjenigen Tracheïde, welche Luft von negativem Drucke enthält, aspirirt werde; dabei soll der Torus in der Mitte der Schließhaut, indem er sich bei höherem Drucke vor die kleine Oeffnung legt, das Zerreißen der Schließhaut verhüten, also wie ein Sicherheitsventil wirken. Jedenfalls würde, wenn die Holzparenchym- und Markstrahlzellen wie Pumpwerke functioniren, die Höhe des Wassersteigens in der Pflanze unbegrenzt sein.

Literatur. Stephan Hales, Statik der Gewächse. Halle 1748. — Duhamel, Physique des arbres. Paris 1758. — De Candolle, Physiologie. Uebersetzt von Röper. Stuttgart 1833. — Meyen, Pflanzenphysiologie. Berlin 1838. II. — Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. — Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Wasserstromes. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg. 1878. II. pag. 148. — Ueber die Porosität des Holzes. Daselbst 1879. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 269. — Böhm, Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss. Wien 1863. pag. 10, 1864. pag. 525; Versuchsstationen 1877. pag. 357.; Botan. Zeitg. 1881. Nr. 49. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. XLVI. — Mac Nab, Transact. of the botan. soc. of Edinburgh. 1871. Bd. 11. pag. 45, und Transact. of the R. Irish Acad. 1874. pag. 343. — Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1877. XI. pag. 177. — Dufour, Transpirationsstrom in Holzpflanzen. Würzburg 1883. — Russow, Zur Kenntniss des Holzes. Botan. Centralblatt. 1883. Nr. 1. — Elfving, Wasserleitung im Holze. Botan. Zeitg. 1882. pag. 707. — Transpirationsstrom der

Pflanze. Act. soc. scient. Fennicae. XIV. Helsingfors 1884. — Errera, Ein Transpirationsversuch. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1886. — R. Hartig, Vertheilung der organischen Substanz, des Wassers und des Luftraumes in den Bäumen und die Ursache der Wasserbewegung. Untersuchungen aus d. forstbot. Inst. München. II. 1882. — Ueber die Wasserleitung im Splintholz der Bäume. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 222. — Frank, Gummibildung im Holze und deren physiologische Bedeutung. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 321. — Temme, Ueber Schutz- und Kernholz. Landw. Jahrb. XIV. pag. 465. — Wieler, Ueber den Antheil des secundären Holzes an der Saftleitung etc. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1888. XIX. pag. 82. — Ueber den Ort der Wasserleitung im Holzkörper. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 406 und 1889. pag. 204. — v. Höhnel, Ueber negativen Druck der Gefäßluft. Straßburg 1876 und Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1879. — Wiesner, Untersuchungen über die Bewegung des Imbibitionswassers. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1875. Bd. 72, I. — Vesque, Compt. rend. T. XCV. pag. 308 und XCVII. pag. 108. — Scheit, Wasserbewegung im Holze. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Jena 1886. — Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII. pag. 1. — Westermaier, Zur Kenntniss der osmotischen Leitung des lebenden Parenchyms. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883. pag. 370. — Godlewski, Theorie der Wasserbewegung. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XV. 1885. pag. 569. — Imbibition des Holzes. Verhandl. d. poln. Ges. d. Naturforscher. Kosmos 1885. Heft 7. pag. 312. — Fr. Darwin und Philipps, On the transpirations stream in cut branches. Extr. from the Proceedings of the Cambridge Philos. soc. 1886.

5. Kapitel.

Ausscheidung flüssigen Wassers.

§ 41. Die lebende Pflanze scheidet unter verschiedenen Umständen flüssiges Wasser aus, welches in Form von Tropfen an gewissen Stellen aus ihr herausquillt. Zunächst handelt es sich hier um die Wassertropfenausscheidung aus unverletzten Pflanzen. Wir finden diese Erscheinung schon bei manchen ganz einfach organisirten Pflanzen und wollen sie hier zuerst betrachten, da wir an diesem einfachsten Falle den Schlüssel der Erscheinung am leichtesten finden. So zeigen die Mucorarten an ihren Sporangienträgern Tropfenausscheidung. Diese Pilze bestehen, wie Fig. 6, S. 9 gezeigt worden ist, aus einem vielfach verzweigten Mycelium, welches sich wie ein wurzelartiges Organ in dem ernährenden Substrat ausbreitet, und aus aufrecht über dasselbe in die Luft wachsenden dickeren Schläuchen, welche an ihrem Ende die Sporangien bilden. An diesen Fruchtträgern treten sehr zahlreiche kleine Wassertropfen hervor, welche aus der geschlossenen Haut der Zelle hinausgepresst werden, offenbar durch eine Druckkraft, welche durch die endosmotische Saugung der Myceliumfäden im Substrate geliefert wird. Nun besteht hier die ganze Pflanze aus einer einzigen Zelle, welche in ihren unteren, die Wurzeln vorstellenden Theilen das Wasser aufsaugt und dasselbe an den über das Substrat hinausragenden Theilen in Form von Tropfen wieder auspresst. Es müssen also die Wandungen der Fruchtträger einen geringeren Filtrationswiderstand darbieten als die aufsaugenden

Mycelschläuche, und damit hätten wir hier den denkbar einfachsten Fall der als Wurzeldruck bezeichneten Kraft, von welcher im Nachstehenden noch wiederholt die Rede sein wird. Uebrigens kommt auch an vielen mehrzelligen Pilzen Tropfenausscheidung vor: so z. B. bei Penicillium glaucum, wo sich, wenn es an der Oberfläche einer Nährflüssigkeit fructificirt, Wassertropfen auf der Oberseite der Pilzhaut ansammeln. Einer der bekanntesten hierher gehörigen Fälle ist der Hausschwamm oder Thränenschwamm (Merulius lacrymans), der aus seinen Fruchtträgern Wasser abtropfen lässt.

Bei sehr vielen höheren Pflanzen beobachtet man, dass, wenn ihre Wurzeln in genügend warmem Boden energisch Wasser aufsaugen, letzteres mit Gewalt an bestimmten Stellen der Blätter in Tropfenform herausgepresst wird. Die Erscheinung tritt besonders dann auf, wenn die Luft einen hohen Feuchtigkeitsgehalt besitzt, wo die Transpiration der Pflanze vermindert ist; man kann sie also leicht hervorrufen, wenn man die Pflanzen mit einer Glocke überdeckt; auch im Freien lässt sie sich beobachten, wenn nach einem heißen Tage mit Sonnenuntergang die Luft sich abkühlt und feuchter wird. Man kann dann direct beobachten, wie an bestimmten Stellen der Blattspitzen und Blattränder Wassertropfen erscheinen, welche nach und nach an Größe zunehmen, abfallen und sich dann, oft nach wenigen Minuten, wieder erneuern. Bei den langen, schmalen Blättern der Monocotylen quellen die Tropfen an den Blattspitzen hervor, bei den Dicotylen mehr an den Blatträndern, zumal an den Zähnen derselben. Bei den Nepenthes-Arten sammelt sich Wasser in den eigenthümlichen Kannen ihrer Blätter. Gewöhnlich sind es besonders organisirte Stellen, aus denen die Tropfen abgeschieden werden; dieselben liegen meist über Endigungen von Gefäßbündeln, durch welche das Wasser zugeleitet wird. Bei vielen Pflanzen sind dies Wasserspalten (S. 149), welche an den Spitzen des Blattes und der Blattzähne sich befinden, bei anderen gewöhnliche Spaltöffnungen, oder nach Moll sogar Stellen der Blattränder oder der Blattfläche, welche besondere Austrittsöffnungen nicht erkennen lassen. Bei Colocasia, Calla und anderen Aroideen, an deren Blattspitzen ganz besonders reichlich Wasser ausgeschieden wird, finden sich den an den Blatträndern hinlaufenden Gefäßbündeln folgend besondere weite Kanäle, welche das Wasser bis zu den großen Wasserspalten führen, die sich an der Blattspitze befinden. Bei allen diesen Tropfenausscheidungen handelt es sich um ein Auspressen von Wasser aus turgescenten saftreichen Parenchymzellen, welche an den unter der Wasserspalte befindlichen Intercellularraum angrenzen und nach dieser Seite hin den geringsten Filtrationswiderstand dem ihnen von den Gefäßbündeln zugeführten Wasser entgegensetzen.

Unter den nämlichen Gesichtspunkt fällt nun auch eine Erscheinung, welche schon seit den ältesten Zeiten den verschiedenen Völkern an bestimmten Pflanzen bekannt ist und das Bluten oder Thränen verwundeter Pflanzen genannt wird. In Europa kennt man diese Erscheinung am Weinstock, an der Birke und Hainbuche. Wenn man im Frühlinge

vor der Entfaltung des Laubes den Holzkörper des Stammes oder irgend eines lebenden Astes oder Zweiges dieser Pflanzen anschneidet oder anbohrt, dergestalt, dass Gefäße des Splintholzes geöffnet werden, so tritt augenblicklich aus dem Holze ein Quantum klaren Wassers hervor, und der Ausfluss desselben dauert tagelang fort, so dass man leicht einige Liter Saft auf diese Weise gewinnen kann. Auch wenn die Stämme dieser Pflanzen zu jener Zeit unmittelbar über der Wurzel abgeschnitten werden, so bedeckt sich das Splintholz der stehen gebliebenen Stöcke mit Saft und lässt allmählich große Quantitäten davon ausfließen, woraus wir erkennen, dass die Druckkräfte, welche das Bluten veranlassen, auch in den Wurzeln ihren Sitz haben; ja man hat deshalb die ganze Erscheinung auf die Wirkung eines Wurzeldruckes zurückführen zu müssen geglaubt. Der Blutungssaft ist nicht reines Wasser, sondern enthält kleine Mengen vielerlei Stoffe aufgelöst, wie sie überhaupt in Pflanzensäften vorzukommen pflegen, nämlich außer verschiedenen anorganischen Salzen lösliche Kohlenhydrate, besonders Zuckerarten, organische Säuren, Eiweißstoffe und Amide. Diese Säfte schmecken daher mehr oder weniger süß, besonders der Birkensaft, der deshalb auch der alkoholischen Gährung fähig ist und aus dem man Birkenwein bereitet. Bei dem amerikanischen Zuckerahorn steigt der Gehalt an Zuckerarten in dem Blutungssafte bis auf 3,57 %. Die Anwesenheit dieser Stoffe erklärt sich aus der gleichzeitig in der Pflanze stattfindenden Bildung und Wanderung vegetabilischer Substanzen und daraus, dass die Zellsäfte ja niemals reines Wasser sind. Uebrigens hat C. Kraus gezeigt, dass die Blutungssäfte in ihrer Zusammensetzung nicht mit den Zellsäften der Gewebe, aus denen sie stammen, übereinstimmen, sondern veränderlich und meist von geringerer Concentration und anderer Zusammensetzung als diese sind, dass z. B. anfangs oft saurer, später nicht saurer oder schwach alkalisch reagirender Saft austritt. Die Mexikaner gewinnen nach A. von Humboldt aus den mächtigen Pflanzen von Agave americana, indem sie das sogenannte Herz, d. i. die innerhalb der Blattrosette stehende Knospe des jungen Blüthenschaftes, ausschneiden, große Quantitäten eines zuckerreichen Saftes, welcher vergohren das mexikanische Nationalgetränk Pulque liefert. Eine solche Pflanze soll in 24 Stunden 200 bis 375 Kubikzoll und in der 4 bis 5 Monate dauernden Blutungszeit bis 50 000 Kubikzoll Saft hergeben, woraus deutlich hervorgeht, dass das ausfließende Wasser erst durch die fortwährende Thätigkeit der Wurzeln aus dem Boden aufgenommen worden ist.

Wenn man nach dem Laubausbruch einem Weinstock, einer Birke oder Hainbuche ins Holz schneidet, so ist kein Bluten mehr zu beobachten, und die anderen Bäume lassen überhaupt, auch vor dem Oeffnen ihrer Knospen, nach Verwundung ihres Holzkörpers keinen Saft ausfließen. Man hat daher früher geglaubt, es sei dies eine besondere Eigenthümlichkeit einiger weniger Pflanzen. Es ist das Verdienst Hofmeister's, gezeigt zu haben, dass man zu jeder Zeit während der Vegetationsperiode und an beliebigen, auch kleinen einjährigen Krautgewächsen, wie Ricinus,

Tabak, Sonnenrosen, Urtica, Solanum, Digitalis, Mais u. dergl. die Erscheinung hervorrufen kann, wenn man den Stengel über der Wurzel decapitirt und ihn mit einem Ausfluss- oder einem Steigrohr verbindet, nur ist dazu oft erforderlich, dass man auf die Schnittfläche des Stengels anfangs ein Quantum Wasser aufsetzt, welches dann von dem Stengel eingesogen wird, worauf erst die Wasserausstoßung beginnt, um nun in der Regel tagelang fortzugehen, solange als die Wurzeln am Leben bleiben. Dies findet seine Erklärung darin, dass ein Blutungsdruck in den Gefäßen nicht zu Stande kommen kann, wenn in denselben in Folge der Transpiration der Pflanze Luft von negativem Drucke enthalten ist, wie es ja der Fall sein muss in der Zeit, wo die Pflanzen im Besitze transpirirender Blätter sind. Ist aber durch das Einsaugen des auf die Schnittfläche gebrachten Wassers in den Holzkörper der negative Druck aufgehoben und wirkt die Pumpkraft, welche aus den parenchymatischen Begleitzellen das Wasser in die Gefäße presst, weiter, so muss Blutungsdruck entstehen. Dasselbe wird geschehen müssen, wenn im Frühlinge die Pumpkraft schon längere Zeit arbeitet, bevor durch das Erscheinen der neuen Belaubung ein Verbrauch des in die Gefäße gepressten Wassers durch Transpiration eintritt, wie es offenbar beim Weinstock etc. der Fall ist, während bei den nicht blutenden anderen Holzpflanzen das Erwachen der Wurzelthätigkeit und der Laubausbruch weniger ungleichzeitig erfolgen.

Früher war man der Meinung, dass der Blutungsdruck in den Wurzeln erzeugt wird, und nannte ihn darum auch den Wurzeldruck oder die Wurzelkraft. Allerdings bluten auch angeschnittene Wurzeln, solange deren Saugwürzelchen mit dem Boden verwachsen sind, und das Bluten der Stämme hört auf, wenn man der Pflanze die Wurzeln abschneidet. Doch beweist dieses nur, dass für das Zustandekommen eines Blutungsdruckes die Bedingung erfüllt sein muss, dass das Gefäßsystem der Pflanze nach unten hin geschlossen ist, was ja sehr einleuchtend ist, indem in einem Gefäßsysteme nur dann ein positiver Druck, welcher eine Wassersäule aufwärts treibt, sich entwickeln kann, wenn dasselbe nach unten durch sein Geschlossensein ein Widerlager bietet. Es ist denn auch von neueren Forschern, wie Pitra und C. Kraus, Blutungsdruck auch an abgeschnittenen beblätterten Trieben, welche verkehrt in Wasser gestellt wurden, an dem hervorragenden Querschnitt der Sprosse Bluten beobachtet worden. Auch hindert ja nichts, die Entstehung dieser Druckkräfte in den ganzen Verlauf der Gefäße durch die Pflanze zu verlegen, da die letzteren ja überall mit endosmotisch wirksamen Parenchymzellen umkleidet sind, welche einseitig nach dem Gefäßraume hin den geringsten Filtrationswiderstand besitzen und in dieser Richtung Wasser in die Gefäße pumpen, wie wir oben gesehen haben.

Dass der Blutungsdruck keine unbedeutende Kraft besitzt, sieht man schon daraus, dass das ausfließende Wasser sich von unten nach oben bewegt, also durch Druckkräfte der Schwere entgegen in Bewegung

gesetzt wird. Seit HALES (1721) hat man diese Kraft dadurch anschaulich und messbar gemacht, dass man auf den Stammstumpf decapitirter Pflanzen ein verticales Steigrohr aufsetzt, in welchem das ausgeschiedene Wasser aufsteigen kann, oder dass man, wie Fig. 177 zeigt, ein Ausflussrohr darauf befestigt, welches das Wasser in ein damit in Verbindung stehendes U-förmiges, mit Quecksilber gefülltes Steigrohr drückt, wo man an dem Auftrieb der Quecksilbersäule ein Maß für den Blutungsdruck gewinnt. An älteren, reich bewurzelten Stöcken der Weinrebe fand schon HALES einen Wurzeldruck, welcher einer Quecksilbersäule von mehr als 100 cm Höhe das Gleichgewicht hielt. Aber auch schon an Sommergewächsen, wie Phaseolus multiflorus, Sonnenrosen, Tabak etc., die in Blumentöpfen gewachsen sind, kann man leicht in einem Steigrohre das Wasser nach einigen Tagen mehrere Meter hoch, oder Quecksilber bis auf 20 bis 40 cm Höhe und noch höher steigen sehen.

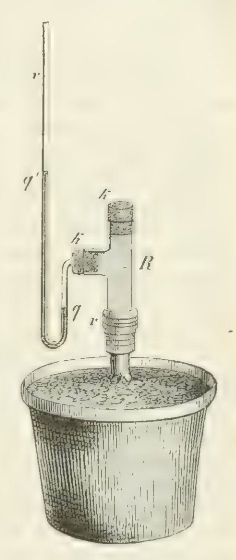


Fig. 177. Apparat zur Beobachtung des Saftsteigens. Der Stamm ist über der Wurzel bei r abgeschnitten, daselbst wird die Glasröhre R aufgebunden, in welche durch den Kork k das Steigrohr r fest eingesetzt wird. Nachdem R mit Wasser gefüllt, wird der obere Kork k aufgesetzt; r wird mit Quecksilber gefüllt. Je nach der Größe des Wurzeldruckes steigt das Quecksilberniveau q' über q. Nach SACHS.

Bei dem Bluten bewurzelter Stammstümpfe, welches oft viele Tage fortdauert, werden im Ganzen bedeutende Wassermengen ausgestoßen, welche mehrere Male größer sein können als das Volumen des gesammten Wurzelsystemes, woraus wir also sehen, dass das ausgetretene Wasser nicht vorher schon in den Wurzeln enthalten gewesen sein konnte, sondern durch die Thätigkeit der letzteren erst während des Ausfließens aus dem Boden aufgenommen worden ist. Nach HOFMEISTER ließ eine Urtica urens von 1450 ccm Wurzelvolumen in 2½ Tagen 11260 ccm, ein Solanum nigrum von 1900 ccm Wurzelvolumen in 3 Tagen 4275 ccm Wasser ausfließen.

Die Stärke des Blutungsdruckes zeigt periodische Schwankungen, wie man aus den ungleichen Quantitäten von Wasser schließen muss, welche während gleicher Zeiträume zu verschiedenen Zeiten durch ein Ausflussrohr ausgeschieden werden. In der Regel ist der Blutungsdruck im Frühlinge und Sommer weit ansehnlicher als im August und September, was bei der ungleichen Vegetationsenergie der Pflanzen nach Jahreszeiten begreiflich erscheint. Sehr merkwürdig aber ist die tägliche Periodicität des Blutungsdruckes, welche von verschiedenen Beobachtern constatirt worden ist. So erhielt z. B. SACHS von einer Sonnenrose als stündliche Ausflussmengen in Cubikcentimetern in der Nacht bis 8 Uhr Morgens 2,46, von 8 Uhr bis 9½ Uhr Morgens 14, von 9½ Uhr bis 12 Uhr Mittags 12,8, von da bis 4 Uhr Nachmittags 2,5, bis 6 Uhr Abends 2,5, von da bis 5½ Uhr des nächsten Morgens 1,6, von 5½ bis 8 Uhr Morgens 7,2, von 8 bis 9 Uhr Morgens 14, etc. Diese steigende und sinkende Energie des Blutungsdruckes, die auch sehr wohl durch eine Curve darstellbar ist, hatte also in diesem Falle das Maximum in den Frühstunden von 8—9 Uhr, das Minimum in der Nacht. Uebrigens haben die verschiedenen Beobachter, die zu anderen Zeiten und mit anderen Pflanzen experimentirten, das Maximum auch zu anderen Stunden, insbesondere oft mehr der Mittagszeit genähert gefunden. Es ist bemerkenswerth, dass diese Periodicität von der Temperatur in dem Grade unabhängig ist, dass sie sich trotz der Schwankungen der letzteren zu erkennen giebt,

indem das Maximum keineswegs mit dem Maximum der Tagestemperatur, welches bei jenen Versuchen Nachmittags zwischen 12 und 4 Uhr lag, zusammenfällt. Die wahre Ursache der täglichen Periode des Blutungsdruckes ist noch unbekannt, denn die Hypothese, dass dieselbe eine Folge des vorausgegangenen täglichen Wechsels der Beleuchtung, so lange die Pflanze noch intact war, ist, hat sich bis jetzt nicht hinreichend beweisen lassen; BARANETZKY hat für sie nur die Beobachtung angeführt, dass im Dunkeln erwachsene Pflanzen keine Periodicität des Blutungsdruckes zeigen. Außerdem weiß man, dass der Blutungsdruck mit Abnahme der Temperatur des Bodens bis auf wenige Grade über 0° viel geringer wird, aber auch bei abnorm hohen Temperaturen erlischt, sowie dass Trockenheit des Bodens und höhere Concentration der Nährlösung, wenn die Versuchspflanze in einer solchen wurzelt, ihn ebenfalls vermindern.

Dass man dem Wurzeldruck früher die große Bedeutung beimaß, eine Erklärung für das Aufsteigen des Wassers in der Pflanze zu geben, ist bereits oben bei der Wasserbewegung erwähnt worden. Wie ungenügend derselbe hierzu ist, erhellt nicht bloß daraus, dass die oben angegebenen höchsten Höhen, bis zu welchen eine Wassersäule durch den Blutungsdruck der Wurzeln gehoben werden kann, noch weit hinter den Höhen der größten Bäume zurückbleiben, sondern auch durch die von HOFMEISTER vergleichungsweise festgestellten Quantitäten des Wasserausflusses aus dem Stammstumpfe und des Transpirationsbedarfes des von dem Stammstumpfe getrennten in Wasser gesetzten belaubten Gipfels; der letztere sog bei einer Tabakpflanze 200 ccm Wasser in derselben Zeit auf, wo der Stammstumpf nur 15 ccm ausstieß.

Literatur. STEPHAN HALES, Statical essays. London 1731. Deutsch: Halle 1748. — HOFMEISTER, Flora 1858. pag. 1 und Berichte d. Sächs. Akad. Leipzig 1857. IX. pag. 149. — Ueber Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säften lebender Pflanzen. Flora 1862. pag. 97. — DUCHARTRE, Ann. des sc. nat. 1859. 4. sér. T. XII. pag. 267. — TH. HARTIG, Botan. Zeitg. 1861. pag. 17. — UNGER, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1858. XXVIII. — MUSSET, Compt. rend. 1865. LXI. pag. 683. — SACHS, Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. VII. Abhandl. — PITRA, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1877. pag. 437. — C. KRAUS, Untersuchungen über den Säftedruck der Pflanzen. Flora 1881. pag. 14. — Saftleistung der Wurzeln. WOLLNY's Forschgn. auf dem Geb. d. Agriculturphysik. V. Heft 5, VIII. Heft 1, X. pag. 67. — Blutung aus parenchymatischen Geweben. Botan. Centralbl. 1885. pag. 212. — BARANETZKY, Untersuchungen über die Periodicität des Blutens. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle 1873. pag. 3. — DETMER, Beiträge zur Theorie des Wurzeldruckes. Jena 1877. — BROSIG, Die Lehre von der Wurzelkraft. Breslau 1876. — MOLL, Untersuchungen über Tropfenausscheidung etc. Botan. Zeitg. 1880. pag. 49.

6. Kapitel.

Die Transpiration.

§ 42. Alle über dem Erdboden oder über dem Wasser an der Luft wachsenden Pflanzentheile geben beständig Wasserdampf an die Atmosphäre ab. Ein abgeschnittenes Blatt oder ein abgeschnittener Spross, auf die Wage gelegt, wird immer leichter und vertrocknet allmählich, was eben durch das Entweichen des Wasserdampfes geschieht. Dass das Verlorene wirklich Wasser ist, davon kann man sich direct überzeugen, wenn man frisch abgeschnittene Blätter mit einer vorher kalt gemachten Glasglocke überstürzt, indem sich dann der aus den Blättern entweichende Wasserdampf an der Glaswand in Form von Tropfen niederschlägt.

Um die Größe der Verdunstung der Pflanzen zu messen, lässt man die zu prüfende Pflanze in einem gläsernen oder metallenen Gefäße, welches mit Erde gefüllt ist, erwachsen, verschließt dann die Oberfläche des Gefäßes mit einem nur den Stamm durchlassenden Deckel und setzt das Ganze auf eine Wage. Hat man zunächst das Gleichgewicht hergestellt, so bemerkt man, dass die mit der Pflanze belastete Wagschale beständig leichter wird; der Gewichtsverlust giebt das durch die Pflanze transpirirte Wasser an. Wir haben darin den Fundamentalversuch vor uns, wie ihn bereits Stephan Hales mit seiner berühmten Sonnenrose anstellte, an welcher er schon die wichtigsten Gesetze der Transpiration ermittelte. Diese Pflanze mit einer Gesammt-Blattfläche von 90 Quadratfuß verdunstete während 12 Stunden eines trockenen Tages 1 7/8 Pfund Wasser. Als derselben die Hälfte der Blätter abgeschnitten wurde, so sank auch der Transpirationsverlust auf ungefähr die Hälfte. Wir schliessen hieraus, dass die Transpiration der Pflanze proportional der Größe ihrer Oberfläche ist und dass die Blätter als die flächenreichsten Theile der Pflanze die hauptsächlichen Organe der Transpiration sind, wiewohl auch die Stengel, Stämme, Zweige, Blüthen und Früchte, überhaupt alle oberirdischen Organe an der Verdunstung Antheil haben. Es mag schon hier erwähnt sein, dass die Transpiration der Pflanzen mit der Ernährung in Beziehung steht und der letzteren wesentlich zu statten kommt, indem die zur Deckung des Transpirationsverlustes beständig aufgenommenen Wassermengen zugleich Nährstoffe aus dem Boden, freilich in großer Verdünnung in die Pflanze einführen, dieselben aber in der letzteren zurücklassen, weil bei der Verdunstung nur reines Wasser ausgehaucht wird.

Aus einfachen physikalischen Gesetzen folgt ohne Weiteres, dass die Pflanzen nur dann transpiriren können, wenn die Luft, in welcher sie sich befinden, nicht vollständig mit Wasserdampf gesättigt ist, und dass sie dies um so lebhafter thun, je trockener die Luft wird. Die Verdunstung der Pflanzen ist daher an trockenen Tagen weit größer als bei feuchtem Wetter, und ebenso bewirken Erwärmung oder Abkühlung, insofern dadurch die Tension des Wasserdampfes in der Luft verändert wird, Steigerung, beziehendlich Verminderung der Transpiration, woraus folgt, dass die Pflanzen schon aus diesem Grunde bei Nacht weniger Wasserdampf abgeben als bei Tage.

Die lebenden Pflanzen besitzen Regulatoren der Transpiration. Es giebt keinen Pflanzentheil, dessen Verdunstung diejenige einer gleich großen Wasserfläche unter gleichen Bedingungen erreichte. So fand Unger, dass während 24 Stunden 5000 Quadratmillimeter Blattfläche von Digitalis purpurea 3.232 g. resp. 1,232 g Wasser, dagegen eine gleich große Wasserfläche 4.532 g. resp. 8.459 g Wasser, also 1.4 bis 6,9mal mehr abgab. Sind Pflanzentheile durch Frost oder Hitze getödtet worden, so verlieren sie durch Transpiration weit schneller ihr Wasser, als es im lebenden Zustande der Fall ist. Auch zeigen die verschiedenen Pflanzen unter gleichen äußeren Bedingungen in der Größe ihrer Transpiration alle Abstufungen von ziemlich rascher Wasserabgabe bis zu

kaum wägbarem Verdunstungsverluste. Es müssen also Einrichtungen an der lebenden Pflanze bestehen, welche beschränkend auf die Transpiration wirken.

Die Verdunstung der Pflanzen kann außer nach der erwähnten Methode der directen Wägung der Pflanze auch dadurch geschehen, dass man das von einem transpirirenden in Wasser stehenden Sprosse aufgesogene Wasservolumen bestimmt oder dass man auf den zu prüfenden Pflanzentheil in geeigneter Weise eine Glasglocke aufsetzt, unter welcher sich ein Schälchen mit Chlorcalcium befindet, dessen Gewichtszunahme das von dem betreffenden Pflanzentheile ausgehauchte Wasserquantum angiebt.

Von den in der Organisation der Pflanze selbst liegenden Bedingungen und Regulatoren der Tanspirationsgröße sind folgende zu beachten. In erster Linie die Beschaffenheit des Hautgewebes. Ist dasselbe eine dicke Borkeschicht, wie bei älteren Baumstämmen, so wird durch diese trockene Umhüllung, deren Zellen saftlos sind und verkorkte Membranen besitzen, die Verdunstung des Wassers aus den darunter liegenden saftigen Geweben äußerst erschwert. In dem gleichen Sinne wirkt auch schon eine dünnere geschlossene Korkschicht, wie an den Kartoffelknollen und an den dünneren Zweigen der Holzpflanzen. Unverletzte Kartoffelknollen verlieren, wie Nägeli und Eder zeigten, an der Luft liegend sehr langsam an Gewicht und welken nicht, während dies sehr rasch erfolgt, wenn von ihnen die Korkschale ganz oder theilweise abgeschält worden ist. Dies kann nur darauf beruhen, dass die verkorkten Zellmembranen, besonders wenn wachsartige Stoffe in ihnen eingelagert sind, für Wasser schwer imbibirbar und permeabel sind. Doch begünstigen die in der Korkhaut vorhandenen Lenticellen (S. 165) die Transpiration, wie Haberlandt nachwies, indem er die Verdunstung eines Zweigstückes von Sambucus nigra bei unverschlossenen Lenticellen zu 10,6, nach Verschluss dieser Organe mit Asphaltlack zu 7,66 % des Wassergehaltes bestimmte. Dass auch die unbelaubten Winterzweige der Holzpflanzen, wenn auch schwach, transpiriren, ist durch verschiedene Beobachter constatirt worden. An den Blättern, an jungen Internodien, an saftigen Früchten etc. wirkt die cuticularisirte Außenwand der Epidermiszellen, die ja chemisch mit den verkorkten Zellwänden übereinstimmt (S. 132), ebenfalls, wenn auch weniger kräftig verdunstungvermindernd. Boussingault hat dies dadurch bewiesen, dass er den Gewichtsverlust bestimmte, den ein Apfel pro Stunde und 1 qcm Oberfläche durch Transpiration erleidet, je nachdem derselbe unverletzt oder durch Abschälen von der Cuticula entblößt worden ist; die Verluste verhielten sich dabei wie 0,005 g zu 0,277 g. Je dicker die Cuticula einer Epidermis ist und je mehr sie mit wachsartigen Substanzen imprägnirt ist, desto mehr wird sie der Transpiration Widerstand leisten. Darum vertrocknen Blätter, welche sehr zart sind, wie die vieler Schattenpflanzen und namentlich die der Wasserpflanzen, weil sie eine sehr dünne Cuticula besitzen, an der Luft sehr rasch; im Gegensatz dazu ist die Verdunstung an den festen immergrünen Blättern und an den succulenten Pflanzen, wie Cacteen, Semperviven, Agaven etc., wo die Cuticula dick ist, sehr gering. Auch der Wachsüberzug, mit welchem die Cuticula mancher Pflanzentheile überzogen ist (S. 133), schützt vor zu starker Verdunstung. So wurde von Haberlandt z. B. an Rapsblättern, je nachdem von ihnen der Wachsüberzug abgewischt worden war oder nicht, die Transpiration im Verhältniss von 4,63 : 3,03 gefunden. Die Verdunstung geschieht besonders durch die Spaltöffnungen, hängt also auch von der Zahl und Weite der letzteren ab. Wie im Näheren diese Organe durch ihr zeitweiliges Offen- oder Geschlossensein auf die Bewegung der Gase und somit auch des Wasserdampfes im Intercellularsystem der Pflanze Einfluss haben, wird im nächsten Paragraph gezeigt werden. Man wird sich die Intercellularräume als nahezu mit Wasserdampf gesättigt denken müssen; dieser wird bei jeder Steigerung seiner Spannung oder bei Abnahme der Dampfspannung außerhalb, durch die Spaltöffnungen entweichen und so zur Bildung neuen Dampfes im Inneren Gelegenheit geben. In den Intercellularräumen wird der Wasserdampf aus den sie begrenzenden Zellen entbunden; diese

Dampfbildung wird also um so ausgiebiger sein, je größer die Intercellularräume, also je umfangreicher die sie begrenzenden Zellwandflächen sind.

Die stärkere Entwickelung des Intercellularsystems in dem Schwammparenchym (S. 209) und die meist größere Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter (S. 149) machen es erklärlich, warum hier die Transpiration gewöhnlich lebhafter ist, als auf der Oberseite, was namentlich von GARREAU experimentell festgestellt wurde. Dass jedoch die Spaltöffnungen nicht die alleinigen Organe der Transpiration sind, ergiebt sich daraus, dass die letztere auch an solchen Blattoberseiten nachweisbar ist, welche spaltöffnungslos sind, desgleichen auch z. B. an den Moosen, welche der Spaltöffnungen ganz entbehren, wo also der Wasserdampf allein durch die Cuticula der Epidermis entweichen muss. — Auch die Beschaffenheit des Zellsaftes der transpirirenden Zellen könnte bei der Transpiration in Betracht kommen, weil das Wasser aus Lösungen schwieriger verdunstet als aus reinem Wasser, und desto schwieriger, je concentrirter und je schleimiger die Lösung ist, wiewohl die Dampfbildung im Gewebe nur an den Zellhautoberflächen stattfindet, die ihrerseits das Wasser erst durch Imbibition aus dem Zellsafte entnehmen. Man hat darum auch die vielfach im Grundgewebe verbreiteten Schleimzellen (S. 212) geradezu als Wasserreservoire für die Pflanze angesprochen, wie wir auch die in ihrem geräumigen Lumen mit Wasser erfüllten Zellen der Epidermis und des als Wassergewebe ausgebildeten Hypoderma (S. 130 und 131) in gewissem Sinne als Wasserspeicher aufgefasst haben. — Von der größten Bedeutung für die Regulirung der Transpiration wird aber die den Saftraum einschließende lebende Protoplasmahaut der Zelle sein, die ja beim Ein- und Austritt von Stoffen überhaupt eine entscheidende Rolle spielt, wie wir bei der Diosmose gesehen haben. Dieser Einfluss wird deutlich dadurch bewiesen, dass sofort mit dem Tode eines Pflanzentheiles, wenn dieser z. B. durch Hitze oder Erfrieren veranlasst ist, eine schnelle Steigerung der Verdunstung eintritt, die am auffallendsten bei den im lebenden Zustande ungemein schwach transpirirenden Pflanzentheilen ist. Vielleicht besitzt das lebende Protoplasma noch unbekannte Kräfte, durch welche Wasser in demselben festgehalten oder durch welche dem Durchtritt desselben aus dem Innern der Zelle ein größerer Widerstand entgegengesetzt wird als in der umgekehrten Richtung.

Es ist auch festgestellt, dass theilweise Entlaubung von Einfluss auf die Verdunstungsthätigkeit der zurückbleibenden transpirirenden Fläche ist; denn die von der Flächeneinheit einer Pflanze geleistete transpiratorische Arbeit wird größer, wenn die Gesammtoberfläche der Pflanze kleiner wird.

Die hier in Betracht gezogenen, in der Pflanze selbst liegenden Factoren, welche die Transpiration bestimmen, werden nun in den mannigfaltigsten Combinationen zur Geltung kommen. Sie machen es einerseits erklärlich, dass die Verdunstung bei derselben Pflanze in verschiedenen Perioden ungleich ist; so findet man nach VON HÖHNEL dieselbe im Allgemeinen an jungen Blättern am größten und mit zunehmendem Alter bis zur vollkommenen Ausbildung des Blattes allmählich abnehmend. Ebenso werden jene Factoren den Schlüssel zu der höchst auffallenden Erscheinung geben, dass die verschiedenen Pflanzenarten die größten Unterschiede in der Stärke ihrer Transpiration zeigen, was in sehr vielen Fällen als eine wichtige Anpassung an die Lebensverhältnisse der Pflanzen erscheint. Die Succulenten, wie Cacteen, Crassulaceen, Aloë-, Agave-Arten etc. haben eine so schwache Transpiration, dass man abgeschnittene Theile ihrer Stengel oder Blätter monatelang an trockener Luft liegen lassen kann, ohne dass sie merkbar an Saft verlieren; es ist dies für diese Pflanzen, welche in den trockenen Klimaten ihrer Heimath lange Zeit der Wasserzufuhr entbehren müssen, ein wichtiges Schutzmittel, ohne welches sie dort nicht existenzfähig sein würden. Kartoffelknollen, Rüben, Zwiebeln, Aepfel, Kürbisse etc. lassen sich nur deshalb so lange Zeit frisch erhalten, weil ihre Hautgewebe die Transpiration aufs äußerste beschränken. Umgekehrt sind Pflanzen, welche an immer feuchten Standorten wachsen, wie Sumpfpflanzen oder Bewohner des stets feuchten Waldbodens, sowie diejenigen, welche durch ein stark entwickeltes Wurzelsystem den Gefahren des Wassermangels vorbeugen, wie die meisten Feld- und

Ackerpflanzen, einschließlich der landwirthschaftlichen Culturpflanzen, durchgängig auch starke Verdunster. Aber auch unter diesen ist wieder die Transpiration je nach Species verschieden. Nach Haberlandt beträgt der Verdunstungsverlust pro Quadratdecimeter Oberfläche in 24 Stunden bei Pisum sativum 2,51 g, bei Humulus Lupulus 4,31 g, bei Cannabis sativa 9,3 g. Auch die Bäume haben nach v. Höhnel sehr ungleiche Transpirationsgrößen; es ergab sich pro 100 g Laubtrockengewicht folgende Aufeinanderfolge: Esche (98,305), Buche (85,950), Birke (84,513), Hainbuche (75,901), Feldulme (75,500), Eiche (66,221), Bergahorn (61,830), Spitzahorn (51,722), Fichte (20,636), Tanne (7,754). Mit Hülfe solcher durch den Versuch zu ermittelnder Zahlen kann man auch unter Zugrundelegung der Durchschnittsgröße einer Pflanze und der Vegetationsdauer derselben die Wassermenge berechnen, welche eine einzelne Pflanze aus dem Erdboden im Ganzen beansprucht. Die folgenden von Haberlandt auf diese Weise bestimmten Werthe können naturgemäß nur eine ungefähre Vorstellung dieser Verhältnisse geben; darnach verbraucht eine Pflanze von Zea Mais in 173 Tagen 14 Kilo, Cannabis sativa in 140 Tagen 27 Kilo, Helianthus annuus in 140 Tagen 66 Kilo Wasser.

Eine Beeinflussung der Transpiration durch äußere Verhältnisse kennen wir außer der schon erwähnten durch den Wasserdampfgehalt der Luft auch noch bezüglich folgender Factoren. Das Licht übt, wie schon ältere Beobachter erkannten und besonders Baranetzky und Wiesner feststellten, auch wenn dabei Temperatursteigerung ausgeschlossen ist, beschleunigend auf die Transpiration. So werden z. B. von Maispflanzen pro 100 Quadratcentimeter Oberfläche und pro Stunde im Finstern 97, im diffusen Tageslicht 114, im Sonnenlicht 785 mg Wasser abgegeben; bei im Dunkeln etiolirt gewachsenen Maispflanzen sind die entsprechenden Zahlen 106, 112, 290 mg. Die Pflanzen haben daher auch aus diesem Grunde eine tägliche Periodicität der Transpiration, sie verdunsten am Tage weit stärker als während der Nacht. Uebrigens übt, wie Henslow zeigte, das Licht einen analogen Einfluss auf die Verdunstung auch bei chlorophylllosen Pflanzen, wie Pilzen, woraus hervorgeht, dass hierbei das Chlorophyll unbetheiligt, sondern das lebendige Protoplasma maßgebend ist. Auch der Temperatur dürfte ein gewisser Einfluss zuzugestehen sein. Nach Wiesner sollen die dunklen Wärmestrahlen die Wasserverdunstung befördern. Auch fand Kohl, dass dieselben die Oeffnungsbewegung der Spaltöffnungen beschleunigen; und nach demselben Beobachter tritt sowohl bei spaltöffnungsfreien als -reichen Organen Erhöhung der Transpiration durch Steigerung der Luft- oder Bodentemperatur ein. Und Eberdt fand, dass die Transpiration bedeutend steigt, wenn zu der Wirkung des diffusen Tageslichtes noch die der dunklen Wärmestrahlen hinzukommt. Aber selbst bei Temperaturen bis zu 10° C. unter Null und darunter hat man an beblätterten Zweigen von Taxus baccata und blattlosen Zweigen von Aesculus noch einen Transpirationsverlust nachweisen können. Nach den Versuchen Baranetzky's bewirken künstliche Erschütterungen der Pflanze eine vorübergehende Steigerung der Verdunstung, die dann aber an der wieder in Ruhe gelassenen Pflanze geringer ist als vor der Erschütterung, um allmählich wieder auf die vorige Höhe zu steigen. Dass im Freien die Luftbewegungen in diesem Sinne wirken, ist von Wiesner constatirt

worden. Derselbe fand, dass eine Windgeschwindigkeit von 3 m in der Secunde gewöhnlich eine beträchtliche Steigerung der Transpiration hervorbringt, die bis zum Zwanzigfachen derjenigen bei ruhiger Luft gehen kann und hauptsächlich durch die epidermoidale Transpiration bedingt wird. Denn meistens verengern oder schließen sich die Spaltöffnungen im Winde in Folge der durch Verdunstung herbeigeführten Turgorherabsetzung der Schließzellen. Bleiben die Spaltöffnungen sogar im Winde offen, wie bei Hydrangea hortensis, so ist die Förderung der Transpiration sehr stark. Umgekehrt wird bei Saxifraga sarmentosa im Winde die Transpiration herabgesetzt, weil durch raschen Schluss der Spaltöffnungen die ganze intercellulare Verdunstung aufgehoben wird und die epidermoidale hier nur eine geringe ist.

Der Wassergehalt des Bodens beeinflusst die Transpiration insofern, als mit zunehmender Trockenheit des Bodens und mit dem sinkenden Wassergehalt der Pflanze, besonders wenn dieselbe zu welken beginnt, die Wasserverdunstung sich vermindert, wie Wiesner und Pacher, sowie Höhnel gezeigt haben.

Endlich hängt die Größe der Transpiration auch von der Concentration der Salzlösungen ab, wenn die Pflanzen mit ihren Wurzeln in Nährlösungen stehen. Sachs erkannte, dass sehr verdünnte Säuren eine Verlangsamung, verdünnte Alkalien eine Beschleunigung der Verdunstung hervorrufen. In den Versuchen Burgerstein's war die Transpiration, wenn nur ein einzelnes Salz in sehr verdünnten Lösungen angewendet wurde, ansehnlicher als in reinem Wasser, wurde aber bei Concentration von 0,5 % und darüber verlangsamt; in Lösungen mehrerer Salze zugleich wurde immer, selbst wenn dieselben nur 0,05 procentig waren, die Transpiration herabgedrückt, und zwar im Allgemeinen umsomehr, eine je höhere Concentration die Lösung besaß. Da durch zu hohe Concentration einer Lösung die Wasseraufnahme der Pflanze erschwert wird, so dürfte hier dieselbe Ursache vorliegen wie bei der Verminderung der Transpiration durch Trockenheit des Bodens; doch lässt sich dafür, dass ein einzelnes Salz anders als eine Lösung mehrerer Salze wirkt, noch keine bestimmte Erklärung geben. Die Einflüsse von Licht und Dunkelheit, sowie des Wassergehaltes der Gewebe auf den Vorgang des Oeffnens und Schließens der Spaltöffnungen, den wir im nächsten Paragraph kennen lernen werden, geben den Schlüssel zur Erklärung der meisten hier erwähnten Beeinflussungen der Transpiration.

Literatur. Stephan Hales, Statical essays. London 1731. Deutsch: Halle 1748. — Guettard, Histoire de l'acad. roy. Paris 1748. pag. 571. — Garreau, Ann. des sc. nat. 1849. 3. sér. T. XIII. pag. 336. — Sachs, Versuchsstationen 1859. I. pag. 203. — Unger, Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. Wien 1861. Bd. 44. — Eder, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1875. Bd. 72, I. — Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1872. Bd. 72, I. — Wissenschaftl. prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues. Wien 1877, II. — Nägeli, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. München 1861, I. pag. 238. — Boussingault, Chimie agricole. Paris 1878, VI. pag. 349. — v. Höhnel, Ueber den Gang des Wassergehaltes und die

Transpiration bei der Entwickelung des Blattes. Wollny's Forschgn. auf d. Geb. d. Agriculturphysik. 1878, I. Heft 4. und 1881, IV. pag. 435. — Transpirationsgröße der forstl. Holzgewächse. Mittheilungen aus dem forstl. Versuchswesen Oesterreichs. Wien 1879, 1880. — Baranetzky, Bot. Zeitg. 1872. pag. 97. — Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1876. Bd. 74, I. — Grundversuche über den Einfluss der Luftbewegung auf die Transpiration. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 17. Nov. 1887. — Burgerstein, Untersuchungen über die Beziehung der Nährstoffe zur Transpiration. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1876 und 1878. — Materialien zu einer Monographie der Transpiration. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien 1888—1889. — Sorauer, Studien über Verdunstung. Wollny's Forschgn. auf d. Geb. d. Agriculturphysik 1880, III. Heft 4 u. 5. — Henslow, Transpiration of living protoplasma. Journ. of Linn. Soc. London XXIV. 1888. — Kohl, Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886. — Eberdt, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg 1889.

7. Kapitel.

Die Bewegung der Gase in der Pflanze.

§ 43. Zwischen der Pflanze und ihrer Umgebung findet ein Austausch von Gasen statt: der in jeder lebenden Zelle thätige Athmungsprocess besteht in Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe von Kohlensäure; die chlorophyllhaltigen Zellen nehmen unter dem Einflusse des Lichtes reichlich Kohlensäure auf und scheiden dafür ein fast gleiches Volumen Sauerstoff ab; auch Stickstoffgas wird als Nahrungsmittel von der Pflanze aufgenommen, und auch an die Transpiration, die in einer Abgabe gasförmigen Wassers besteht, ist hier nochmals zu denken. Auf die Bedeutung des Gasaustausches für den Stoffwechsel der Pflanze werden wir bei der Ernährung näher einzugehen haben, hier soll allein der physikalische Vorgang der Gasbewegung erläutert werden.

Die Form der Gasbewegung in der Pflanze ist eine doppelte: entweder eine Diosmose, indem die Gase nicht in luftförmigem Aggregatzustande, sondern aufgelöst in dem Wasser der Zelle in dieser ein- und ausgeführt werden, oder eine Diffusion, d. h. eine auf der Expansivkraft beruhende Massenbewegung von Gasen als solchen.

Die erstere ist die bei Weitem gewöhnlichste und bei allen Pflanzen zutreffende Form. Denn in den lebenden Zellen sind Gase überhaupt nicht in gasförmigem Zustande enthalten, man findet niemals Luftblasen im Innern lebender Zellen. Gase können also nur absorbirt vorhanden sein in dem Wasser, aus welchem der Zellsaft besteht, welches das Protoplasma und dessen Bestandtheile durchdringt, und welches imbibirt in der Zellmembran enthalten ist. Mag eine solche Zelle nun von Wasser oder Luft umgeben sein, sie wird Gase von außen nur auf die Weise in sich aufnehmen können, dass dieselben mit dem Imbibitionswasser der Zellmembran und des Protoplasmas im aufgelösten Zustande eintreten, und nach dem gleichen Modus kann sich die Zelle auch nur der Gase wieder entledigen, d. h. wenn die Zelle an Luft grenzt, wird

das abzuscheidende Gas erst an der freien Außenseite der Zellmembran aus dem Imbibitionswasser derselben gasförmig entbunden.

Bei den ganz unter Wasser lebenden Pflanzen, also hauptsächlich bei den Algen und bei den wenigen submersen Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, werden der Pflanze die Gase schon aufgelöst im Wasser geboten; es besteht also hier ein ähnliches Verhältniss, wie bei den durch Kiemen athmenden Wasserthieren. Jedoch besitzen die höheren Wasserpflanzen in ihren geräumigen luftführenden Intercellularräumen (S. 109) ein von ihnen selbst abgeschiedenes inneres Luftreservoir, mit welchem sie dauernden Gaswechsel unterhalten können.

Die mit der Luft in Berührung stehenden Pflanzenzellen müssen jedes Gastheilchen, welches sie aus jener aufnehmen sollen, an der äußeren an die Luft grenzenden Oberfläche ihrer Membran mittelst des die letztere durchdringenden Imbibitionswassers absorbiren. In diesem Falle befinden sich also erstens alle Epidermiszellen der Luftorgane, also hauptsächlich der oberirdischen Theile der Landpflanzen, und zweitens alle diejenigen Zellen im Innern des Pflanzenkörpers, welche an luftführende Intercellularen angrenzen, wie solche allgemein bei den höheren Gewächsen, Land- wie Wasserpflanzen, vorkommen.

Die durch Diosmose erfolgenden Bewegungen der in Wasser gelösten Gase zwischen Zelle und Außenwelt, sowie von Zelle zu Zelle sind physikalisch nach den allgemeinen Gesetzen der Diosmose, welche wir schon oben erläutert, erklärlich. Sie streben Gleichgewichtszustände herzustellen, indem von einem Gase, welches beständig in der Zelle verbraucht wird, immer neue Mengen von außen eintreten können, und andererseits ein Gas, welches immer von neuem in der Zelle entwickelt wird, in gleichem Maße sich nach außen befreien muss.

Die zweite Bewegungsform der Gase in der Pflanze, die Diffusion, findet da statt, wo in den Geweben luftführende Hohlräume vorhanden sind, sowohl die engen sogenannten Intercellulargänge, welche bei allen Landpflanzen sich finden, als auch die weiten Lufträume, welche bei den Wasser- und Sumpfpflanzen, und die großen Markhöhlen, welche bei Gramineen, Umbelliferen etc. vorkommen. Durch alle Wurzeln, Stengel und Blätter, bei den letzteren besonders das ganze Mesophyll durchsetzend (S. 209), bilden die Intercellularen ein zusammenhängendes inneres Durchlüftungssystem des gesammten Pflanzenkörpers, welches durch die Spaltöffnungen (S. 143) und durch die Lenticellen (S. 165) an unzähligen Punkten nach außen geöffnet ist und mit der Außenwelt in directer Communication steht. Insofern die Blätter die flächenreichsten Organe und die hauptsächlichsten Träger der Spaltöffnungen sind, erweisen sie sich auch bezüglich der Diffusionsbewegung der Gase als die wichtigsten dem Gaswechsel der Pflanze dienenden Organe. Bei den Spaltöffnungen, als den Ventilen für die Massenbewegung von Gasen aus und in die Pflanze, ist das abwechselnde Offen- und Geschlossensein derselben ein wichtiger den Gasaustausch beeinflussender Factor. Turgescenzverhältnisse der Schließzellen und der sie begrenzenden Epidermis-

zellen bedingen, dass die Spalte zwischen den Schließzellen offen oder geschlossen ist. Das Licht, sowie ein gewisser normaler Wassergehalt des Blattes wirken im ersteren Sinne, während Dunkelheit und Abnahme des Wassers bis zu Welkungserscheinungen das Schließen der Spaltöffnungsspalten zur Folge haben, so dass also im Allgemeinen bei Nacht und bei ungenügender Versorgung der Pflanze mit Wasser auch bei Tage durch den Verschluss der Spaltöffnungen die Gasbewegung zwischen Pflanze und Umgebung erschwert wird. Die Zweckmäßigkeit dieses Umstandes ist leicht einzusehen, indem bei Tage der Vorgang der Kohlenstoff-Assimilation eine lebhafte Aufnahme von Kohlensäure aus der Luft und Abscheidung von Sauerstoff an die letztere erheischt, und bei Mangel der Pflanze an Wasser die Transpirationsgröße durch den Verschluss der Spaltöffnungen vermindert und dadurch der Gefahr übermäßigen Wasserverlustes entgegen gearbeitet wird.

Bei Zellen, welche mit der Luft in Berührung stehen und aus dieser Gase absorbiren müssen, also bei den Zellen der freiliegenden Epidermis der Luftorgane und bei den an die Intercellularräume grenzenden Zellen des Grundgewebes, interessirt besonders die Frage, ob die Membranen dieser Zellen auch wirklich für Gase permeabel sind, zumal bei der Epidermis, deren Außenwände mit einer Cuticula überzogen sind, also mit einer Haut, welche mit wachs- und harzartigen Stoffen imprägnirt ist und welche wenigstens dem Durchgange von Wasser großen Widerstand entgegensetzt. Nach den Versuchen N. J. C. Müller's mit Stücken abgezogener spaltöffnungsfreier, cuticularisirter Epidermis der Blattoberseite von Haemanthus puniceus ließ dieselbe, wenn sie mit Wasser imbibirt war, Gase passiren, und zwar Sauerstoff ungefähr 5mal, Kohlensäure 7mal so schnell als Wasserstoff; selbst nach Austrocknen fand Müller die genannte Epidermis permeabel für Gase, und zwar ging dann Wasserstoff am schnellsten, Kohlensäure eher etwas schneller als Sauerstoff hindurch. Boussingault ließ Oleanderblätter, denen er die Unterseite mit Talg bestrich oder die er mittelst Stärkekleister mit ihren Unterseiten auf einander klebte, nur mit ihren spaltöffnungslosen Oberseiten Kohlensäure absorbiren und fand, dass ein solches Blatt von 37,2 qcm Oberfläche in 8 Stunden 47,5 ccm Kohlensäure zersetzte, die also durch die Cuticula der Blattoberseite ihren Weg genommen haben musste. Mangin versuchte die Permeabilität cuticularisirter Membranen zu bestimmen, indem er durch geeignete Maceration isolirte Cuticulahäute zwischen zwei mit den Enden aufeinandergesetzte Cylinder einfügte, die dann mit verschiedenen Gasen gefüllt wurden. Ein an dem einen Cylinder angebrachtes Manometerrohr zeigte die Diffusionsgeschwindigkeit an. Er fand, dass die durch dieselbe Membran diffundirten Volumina proportional den Druckdifferenzen sind, dass steigende Temperatur die Permeabilität nicht merklich ändert, und dass die Zeitdauer des Durchtrittes gleicher Volumina für Kohlensäure 1, für Wasserstoff 2,75, für Sauerstoff 5,50, für Stickstoff 11,50 beträgt, wonach also die Kohlensäure am schnellsten diffundirt. Diese Zahlen weichen wenig von denen ab, welche Graham für Kautschuk fand. Mangin stellte weiter fest, dass die ungleiche Größe der Permeabilität nicht von der Dicke der Cuticula, sondern besonders von der wachsartigen Substanz in der letzteren abhängt. Dass eine nicht mit Cuticula überzogene Zellhaut Gase leichter passiren lässt als eine cuticularisirte, darf vermuthet werden, obwohl dies experimentell nicht festgestellt ist. Die physiologische Bedeutung der Cuticula wird also zu vergleichen sein mit dem Verhalten eines gefetteten Papiers: wie dieses kein Wasser, wohl aber Gase mit Leichtigkeit hindurchgehen lässt, so setzt die Cuticula dem Durchtritte des in der Pflanze befindlichen Wassers ein Hinderniss entgegen und wirkt regulirend auf die Transpiration, während sie gleichzeitig die Aufnahme und Ausgabe von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff gestattet.

Dagegen konnte Wiesner durch Lamellen aus Flaschenkork und durch das abgezogene Periderm der Kartoffeln selbst bei erheblichem Drucke keinen Durchtritt von Gasen constatiren. Aus neueren Versuchen schließt er dagegen, dass verholzte und verkorkte Membranen auch im lufttrockenen Zustande befähigt seien, Gase durch Diffusion durchzulassen. Immerhin dürften die mit Kork überzogenen Pflanzentheile, wie die Zweige und Stämme der Holzpflanzen, hauptsächlich nur durch die Lenticellen einen Gasaustausch unterhalten.

Dass eine Massenbewegung von Gasen in den Intercellularen und durch die Spaltöffnungen und Lenticellen vermittelt wird, ist aus theoretisch-physikalischen Gründen zu schließen, denn für jene trifft zu, was über die Beweglichkeit der Gase in Capillarröhren bekannt ist, und für die von Spaltöffnungen oder Lenticellen durchbrochenen Hautgewebe kommt die Permeabilität poröser Platten für Gase in Betracht. Man wird anzunehmen haben, dass die Beweglichkeit der Gase in den Intercellulargängen um so größer sein muss, je weiter die letzteren sind. Verschiedene Umstände werden eine fortwährende Bewegung der Gase durch die Intercellulargänge und somit auch durch die Ausmündungen derselben nach außen, die Spaltöffnungen und Lenticellen, verursachen: die Aenderungen des Luftdruckes und der Temperatur, die Biegungen der Stengel und Blattstiele im Winde, wodurch Pressungen und Ausdehnungen der die Hohlräume erfüllenden Gase bewirkt werden, vorzüglich aber die Absorption und Entbindung von Gasen seitens der an die Intercellularen grenzenden Zellen, wodurch das Gleichgewicht in den Gasgemischen stetig verändert wird. Von der Wegsamkeit der genannten Organe für Gasbewegung kann man sich durch ein einfaches Experiment überzeugen. Bei Blättern von Wasserpflanzen, welche sehr weite Intercellularräume haben, wie z. B. bei denen von Nelumbium, Nymphaea etc., kann man schon, wenn man den Blattstiel in den Mund nimmt und hineinbläst oder wenn man nur wenige Centimeter Quecksilberdruck anwendet, Luft durch die Blätter blasen, deren Hervortreten aus den Spaltöffnungen man beobachten kann, wenn die Blätter dabei unter Wasser tauchen. Kittet man das Blatt einer Landpflanze, z. B. ein Kohlblatt, mit dem Stiele luftdicht in das untere Ende einer Glasröhre, bedeckt darin die Schnittfläche mit einer Schicht Wasser und setzt das obere Ende der Glasröhre mit einer Saugpumpe in Verbindung, so kommt ein ununterbrochener Strom zahlloser Luftbläschen aus der Schnittfläche, welcher tagelang fortgeht, so lange als das Object frisch bleibt, zum Beweise, dass ein ununterbrochener Luftstrom durch die Spaltöffnungen in das Blatt ein-, und an der Schnittfläche des Stieles austritt. Sind jedoch die Spaltöffnungen durch Wasser capillar verstopft (s. unten), so reicht ein 2 bis 3mal größerer Druck nicht aus, um Gas durch die Spaltöffnungen zu pressen. Durch das gleiche Experiment lässt sich auch die Wegsamkeit der Lenticellen für Gasbewegung nachweisen; benutzt man ein beiderends abgeschnittenes Stück Baumzweig, dessen auswendig bleibendes Ende an der Schnittfläche mit Wachs verschmiert wird (um die Gefäße zu verschließen), so treten aus der Rinde der in der Glasröhre befindlichen Schnittfläche Gasblasen hervor.

Aus der Anatomie ist bekannt, dass die luftführenden Intercellularen ein communicirendes System im ganzen Pflanzenkörper darstellen und mithin auch für die Diffusion der Gase im Innern der Pflanze geeignet sind. Besonders vollkommen ist dasselbe in dem Mesophyll, zumal in dem Schwammparenchym der Blätter (Fig. 148, S. 210) entwickelt, womit auch die große Menge der Spaltöffnungen daselbst im Zusammenhang steht. Man kann in der That das grüne Blattgewebe mit einem von Luft durchzogenen Schwamme vergleichen: wenn man es im frischen Zustande unter Wasser zerquetscht, so entweicht daraus eine Menge Luft. Wir begreifen, dass diese Einrichtung mit der wichtigen Function des grünen Blattes zusammenhängt, Kohlensäure zum Zwecke der Assimilation zu absorbiren und den Sauerstoff derselben wieder auszuscheiden. Das Quantum der im Intercellularsystem der Pflanze enthaltenen Luft ist sehr ungleich. In Pflanzen mit engen Intercellulargängen ist es gering; so fand es Unger in der fleischigen Begonia hydrocotylifolia nur zu 3,5 Volumprocent, dagegen in den Wasserpflanzen, die durch sehr weite Intercellular-

räume ausgezeichnet sind, bis auf 71,3 Volumprocent. Bei den letzteren hat diese Binnenluft hauptsächlich die Aufgabe, das specifische Gewicht der Pflanze zu vermindern und das Schwimmen derselben im Wasser zu ermöglichen. Darum besitzen auch die Ueberwinterungsknospen mancher schwimmenden Wasserpflanzen, welche im Herbste zu Boden sinken müssen (Hydrocharis, Lemna etc.), keine oder sehr unbedeutende Intercellularen.

Die Zusammensetzung der aus Intercellularen gewonnenen Luft hat man immer etwas abweichend von derjenigen der Außenluft gefunden, gewöhnlich in dem Sinne, wie es nach der momentanen Gasentwickelung in der Pflanze zu erwarten war, d. h. den Sauerstoffgehalt am Tage größer als Morgens und in den Blättern größer als im Rhizom oder vollends in den Wurzeln. Mit der lebhaften Sauerstoffproduction am Lichte hängt es auch zusammen, dass die Luft in den Intercellularräumen am Tage meist unter einem Ueberdrucke steht, der sich darin äußert, dass aus Schnittflächen submerser Wasserpflanzen (Myriophyllum, Ceratophyllum, Elodea etc.) Gasblasen rasch hintereinander hervortreten und dass dieser Blasenstrom in der Regel solange fortgeht, als die Pflanze belichtet ist, dagegen schnell erlischt, wenn man dieselbe verdunkelt. — Dass dagegen die in den Gefäßen enthaltene Luft unter negativem Drucke steht, ist bei der Wasserbewegung erwähnt und erklärt worden; für den Gasaustausch der Pflanze kommt auch die Gefäßluft kaum in Betracht.

Für die durch die Spaltöffnungen vermittelte Bewegung der Gase ist das seit Mohl bekannte Oeffnen und Schließen der Spaltöffnungen von Bedeutung. Mohl's Untersuchungen, welche durch die Arbeiten Unger's und N. J. C. Müller's bestätigt wurden, und besonders Leitgeb's Forschungen haben die einzelnen Factoren dieses ziemlich complicirten Phänomens derart klar gelegt, dass die an den verschiedenen Pflanzen zu machenden Beobachtungen, welche manchmal gerade entgegengesetzte Erfolge einer und derselben Einwirkung erkennen lassen, erklärbar werden. Wir setzen hier die Kenntniss der in der Anatomie behandelten Spaltöffnungen und ihres Aussehens im geöffneten und geschlossenen Zustande voraus (S. 144). Der Vorgang ist stets unmittelbar veranlasst durch den Turgescenzzustand der Epidermiszellen und der Schließzellen der Spaltöffnung. Die Resultirende aus diesen beiden Bewegungen ist entweder das Oeffnen oder das Schließen der Spalte, und zwar hängt das folgendermaßen zusammen. Die Schließzellen sind immer so zwischen den benachbarten Epidermiszellen angebracht, dass sie durch den Turgor der letzteren, welche jenen gegenüber große und kräftig wirkende Schwellapparate sind, zusammengepresst werden und ihre Spalte schließen. Hierzu ist jedoch Bedingung, dass die Schließzellen selbst nicht im höchsten Turgor sich befinden. Sie haben nämlich die Fähigkeit, ihren Turgor zu vermindern und zu erhöhen, und wenn sie sich im Maximum des Turgors befinden, überwindet der letztere den Druck der umgebenden Epidermiszellen und die Spalte öffnet sich. Aendern sich die Turgescenzverhältnisse zu Ungunsten der Schließzellen, so tritt Verschluss der Spalte ein. Der Beweis hierfür ist dadurch gegeben, dass, wenn Epidermisstücken, deren Spaltöffnungen geschlossen sind, so abgeschnitten werden, dass die Epidermiszellen geöffnet und also turgescenzunfähig sind, die Spaltöffnungen, die nun bloß unter der Wirkung ihres eigenen Turgors sich befinden, offenstehend angetroffen werden. Nun wissen wir, dass der Wechsel des Turgors der Schließzellen, welcher eben das Oeffnen und Schließen bewirkt, durch äußere Einflüsse bedingt wird. Unter allen Umständen sinkt bei Abnahme des Wassergehaltes der Pflanze zuerst der Turgor der Schließzellen, und es erfolgt allgemein unter dieser Bedingung ein Schließen der Spaltöffnungen; es ist dies also bei zu geringer Bodenfeuchtigkeit und starker Transpiration zu erwarten und geschieht beim Welkwerden der Pflanze und oft schon bevor noch Welken bemerkbar ist. Dass hierin ein Schutz liegt, um bei Gefahr von Trockenheit die Wasserverdunstung zu vermindern, wurde schon oben angedeutet. Zweitens hat aber auch das Licht einen Einfluss: thatsächlich schließen sich bei vielen Pflanzen die Spaltöffnungen auch Nachts oder bei künstlicher Verdunkelung, und öffnen sich im Lichte. Allein es giebt auch viele Pflanzen, bei denen dies nicht geschieht. Auch ist das nächtliche Schließen wahrscheinlich nicht die

unmittelbare Folge der Lichtentziehung, sondern des steigenden Turgors der Epidermiszellen: wenigstens ist es von vielen Zellen bekannt, dass ihr Turgor in der Dunkelheit steigt; auch kann man sogar am Lichte bei manchen Pflanzen den Spaltenschluss dadurch befördern, dass man sie in eine wasserdampfgesättigte Luft bringt. Darum sind am Tage bei genügender Bodenfeuchtigkeit und gewöhnlichem Zustande der Luft die Spaltöffnungen geöffnet; doch hat man bei einigen Pflanzen beobachtet, dass im directen Sonnenlichte, auch bei genügendem Wasservorrath, die Spalten sich verengern. Die Entstehung eines hohen Turgors in den Schließzellen ist nicht unerklärlich: die letzteren enthalten abweichend von den Epidermiszellen Chlorophyllscheiben, in denen Stärkekörner nachweisbar sind; die letzteren verbleiben sogar den Schließzellen unter Umständen, wo aus anderen Zellen die Stärkekörner bereits verschwunden sind, z. B. bei Verdunkelung des Blattes. Es deutet dies darauf hin, dass organische Verbindungen, welche osmotische Wirkungen ausüben, reichlich in den Schließzellen gebildet werden, und da dies nur im Lichte durch die Assimilation im Chlorophyll der Schließzellen möglich ist, so dürfte damit der Einfluss des Lichtes auf die Spaltöffnungen zusammenhängen. Dabei konnte auch, wie SACHS vermuthete, eine Art Reizwirkung des Lichtes auf das Protoplasma

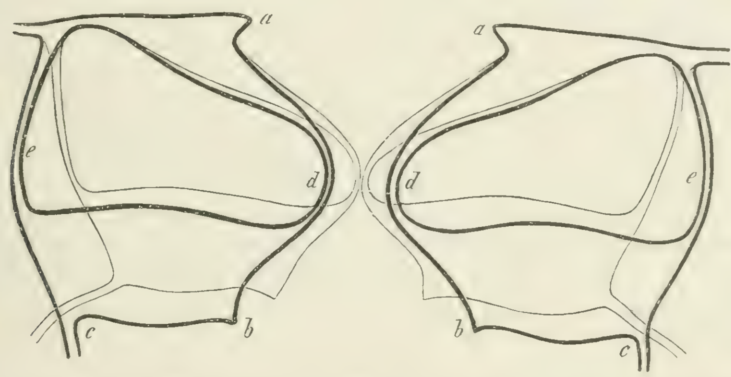


Fig. 178. Schematische Darstellung des Querschnittes einer Spaltöffnung senkrecht zur Blattfläche. Die dicken Contouren zeigen die Form der Schließzellen bei geöffneter, die dünnen bei geschlossener Spalte. Nach SCHWENDENER.

der Schließzellen vorliegen, wodurch der Filtrationswiderstand desselben erhöht und dadurch eine Steigerung des Turgors herbeigeführt wird. Uebrigens hat KOHL gezeigt, dass die in den Sonnenstrahlen enthaltenen Wärmestrahlen beschleunigend auf die Oeffnungsbewegung der Schließzellen wirken. EBERDT hat dies bestätigt und gefunden, dass schon Wärmestrahlen allein eine vollständige Apertur der Spaltöffnungen bewirken. Der Mechanismus des Oeffnens und Schließens in Folge der Steigerung des Turgors der Schließzellen beruht auf der Formveränderung der letzteren, wie dies aus SCHWENDENER's Ausführungen hervorgeht. Da die Schließzellen von länglicher Gestalt und an beiden Enden fest verwachsen sind, so müssen sie beim Anschwellen zur Seite ausweichen, indem sie sich so krümmen, dass ihre einander zugekehrten Seiten concav werden, was das Aufgehen der Spalte bedingt, wie aus Fig. 96 *A* und *B*, S. 149 hervorgeht. Dabei ist besonders die Veränderung der Form der Schließzellen in dem auf der Blattfläche senkrecht stehenden Querschnitte beachtenswerth; dieselbe ist schon in unserer Fig. 96 *C* erkennbar, soll aber hier durch die beistehende schematische Zeichnung Fig. 178 deutlicher gemacht werden. Die dicken Linien derselben bezeichnen den Umriss der Schließzellen zu der Zeit, wo die Spalte offen ist, die dünnen Linien geben ihn bei geschlossener Spalte. Man sieht, dass beim Oeffnen und Schließen die ganze Schließzelle ihre Form verändert

und zugleich eine Verschiebung erleidet, weil sie mit den benachbarten Epidermiszellen in fester Verbindung sich befindet. Die Verschiebung und Gestaltsveränderung wird hauptsächlich ermöglicht durch zwei dünne Wandstellen, welche an jeder Schließzelle vorhanden sind: die eine meist ausgedehntere, wo die Schließzelle an die nächstbenachbarte Epidermiszelle angrenzt (bei *e*), die andere gewöhnlich niedrigere dünne Lamelle begrenzt den eigentlichen Porus der Spaltöffnung (bei *d*). Die dicken Wandstellen bei *a* und *b* suchen sich wegen ihrer Elasticität parallel mit dem Spalt mehr gerade zu strecken; im erschlafften Zustande der Schließzellen vermögen sie dies auch und drücken dieselben so zusammen, dass die dünnen Stellen bei *d* herausgeschoben werden. Wenn dagegen die Schließzellen aus den angrenzenden Epidermiszellen mehr Wasser in sich aufnehmen, was durch die dünnen Wände bei *e* erleichtert wird, so gestattet die dünne Stelle bei *d* eine Erweiterung in verticaler Richtung, wobei sie selbst eine mehr verticale Lage annimmt und dadurch zurückgezogen wird.

Der Porus der Spaltöffnungen kann durch Wasser capillar verstopft werden; dies erfolgt bei lang anhaltendem Benetztsein mit Regen oder Thau oder wenn man Wasser auf dem Blatte verreibt oder auch durch Injection mit der Luftpumpe. Die Spaltöffnungen sind in diesem Zustande für Luft unwegsam. Die Natur sucht dieser Verstopfung mit Wasser durch verschiedene Mittel vorzubeugen. Besonders dienen hierzu Wachsausscheidungen auf der Epidermis (S. 133), welche das Benetztwerden des Blattes verhüten. Auf einem Kohlblatt oder einem anderen mit einem Reif von Wachs überzogenen Blatte haftet kein Wassertropfen, sondern springt wie Quecksilber davon ab. Taucht man ein solches Blatt ins Wasser, so bleibt seine ganze Oberfläche von einer dünnen, unter dem Wasser silberglänzenden Luftschicht überzogen und erscheint, sobald es wieder aus dem Wasser herausgenommen ist, vollkommen trocken. Bei vielen Pflanzen sind nur diejenigen Stellen, auf welchen sich die Spaltöffnungen befinden, mit Wachsausscheidung bedeckt; das sind z. B. die beiden weißen Streifen auf der Unterseite der Tannennadeln. Bei andern Pflanzen wird der Zweck des Nichtbenetztwerdens erreicht durch einen dichten Haarüberzug, welcher die Luft festhält, also etwa wie ein Wattebausch wirkt. So haben manche Pflanzen schmale Blätter, welche von den Seiten her eingerollt sind und wo die Spaltöffnungen in der rinnenförmigen Vertiefung liegen, welche zugleich mit Haarfilz ausgefüllt ist.

Literatur. Dutrochet, Ann. des sc. nat. 1832. XXV. pag. 248. — Mémoires pour servir à l'historie des végétaux. Brüssel 1837. pag. 172. — Unger, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1857. Bd. 25. pag. 461. — H. v. Mohl, Botan. Zeitg. 1856. pag. 697. — Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. — N. J. C. Müller, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70. VII. pag. 145. und 1872. VIII. pag. 75. — Boussingault, Agronomie etc. Paris 1868. IV. pag. 375. — Mangin, Sur la diffusion des gaz à travers les surfaces cutinisées. Compt. rend. 1887. Bd. 104. pag. 1809. — Compt. rend. 1888. Bd. 106. pag. 771. — Ann. soc. agron. franç. et étrang. Paris 1888. — Wiesner, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1879. Bd. 79, I. — Wiesner und Molisch, Ueber den Durchgang der Gase durch die Pflanze. Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1889. pag. 214. — Leitgeb, Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mittheil. aus d. bot. Inst. Graz 1886. pag. 123. — Schwendener, Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin Juli 1881. — Kohl, Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886. — Schäfer, Ueber den Einfluss des Turgors der Epidermiszellen auf die Function des Spaltöffnungsapparates. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIX. 1888. — Eberdt, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg 1889. —

Speciellere Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. pag. 90 ff.

8. Kapitel.

Die mechanischen Eigenschaften der Pflanzen.

§ 44. Die Körper der Pflanzen bieten eine Anzahl von Eigenschaften dar, vermöge deren sie verschiedenen mechanischen Kräften Widerstand leisten können. Schon das Bedürfniss, ihren eigenen Körper in der natürlichen Stellung, welche die Pflanze in der Luft oder im Wasser einnimmt, zu erhalten, macht eine Reihe von Vorkehrungen erforderlich; wir wollen dieselben als die statischen Einrichtungen bezeichnen.

Die Mittel zu diesem Zwecke sind bei den Wasser- und bei den Landpflanzen wesentlich verschiedener Art. Bei den ersteren wird die vorwiegend nach oben, gegen den Wasserspiegel hinstrebende Richtung durch das einfache Mittel erreicht, dass die Theile dieser Pflanzen specifisch leichter als Wasser sind, was durch die bei allen Wasserpflanzen vorhandenen ungewöhnlich großen luftführenden Intercellularräume erzielt wird, die diesen Pflanzen als Schwimmblasen dienen. Diejenigen Wasserpflanzen, welche nicht auf dem Grunde der Gewässer festwurzeln, schwimmen aus jenem Grunde frei an der Wasseroberfläche und sind daher der Ortsveränderung fähig, indem sie den Bewegungen des Wassers folgen. In beschränkterem Maßstabe sind solche Bewegungen allbekannt von den als Wasserblüthe bezeichneten Algen und von den schwimmenden Formen von Lemna und Riccia, welche auf unseren Teichen und Seen mit der herrschenden Windrichtung nach verschiedenen Ufern getrieben werden, in größerem Maßstabe von dem Golfkraut (Sargassum bacciferum), welches durch die Meeresströmungen im atlantischen Ocean auf viele Meilen weite Entfernungen fortgeführt wird.

Unter den Pflanzentheilen, die sich in der Luft befinden, giebt es einige, welche losgetrennt von der Pflanze die Bestimmung haben, sich durch die Luftbewegungen möglichst weit verbreiten zu lassen. Die Pollenkörner der Kiefer sind hierzu geschickt durch zwei große, mit Luft erfüllte blasige Erweiterungen ihrer Exine, durch welche sie fast so leicht wie Luft werden; der in Menge erzeugte Blüthenstaub der Kiefer wird daher weithin durch die Luft getragen, was zu der Erscheinung des sogenannten Schwefelregens Veranlassung giebt. Manche Früchte und Samen besitzen relativ große, flügelartige Fortsätze (Flügelfrüchte und geflügelte Samen) oder aus feinen Haaren bestehende, wie leichte Wollflocken oder wie kleine Fallschirme wirkende Anhängsel (der sogenannte Pappus), wodurch sie befähigt werden, den Luftbewegungen zu folgen*), worauf bei den Verbreitungsmitteln der Samen näher eingegangen werden soll.

*) Vergl. DINGLER, Die Mechanik der pflanzlichen Flugorgane. Botan. Centralbl. XXXVI. Nr. 52.

Von diesen besonderen Fällen abgesehen, hat alles, was von Pflanzen an der Luft wächst, das ausgesprochene Bedürfniss, sich an seinem Standorte zu befestigen und im Gleichgewichte zu erhalten. Die verhältnissmäßig wenigen Pflanzen, welche ihrem Substrate dicht angeschmiegt wachsen und diesem durch Wurzeln oder Wurzelhaare gleichsam aufgeheftet sind (die an der Erde, Felsen, Baumstämmen etc. wachsenden Flechten, Leber- und Laubmoose, sowie die Phanerogamen mit kriechenden Stengeln), desgleichen die mehr am Boden wachsenden niedrigen Pflänzchen bedürfen keiner besonderen statischen Einrichtungen. Um so mehr werden solche bei den gerade und hoch empor wachsenden Halmen und Krautstengeln und am meisten bei den Baumstämmen erforderlich. Dass die aufrechte Stellung dieser Pflanzen schon von vornherein durch bestimmte Wachsthumsbewegungen, durch den Geotropismus, erstrebt wird, werden wir am betreffenden Orte näher kennen lernen. Das Gleichgewicht in dieser Stellung aber muss durch besondere mechanische Mittel gesichert werden. Generell als Kletterpflanzen können diejenigen Gewächse bezeichnet werden, welche hierzu fremde Körper benutzen, indem sie an anderen Pflanzenstengeln, im Gestrüpp u. dergl. emporklimmen; manche thun dies, indem sie durch zahlreiche widerhakenförmige Borsten klettenartig sich anhängen (Rubus, Galium Aparine etc.); andere sind durch besondere Organe, die Ranken, deren Bewegungen wir später betrachten werden, an fremden Körpern förmlich angebunden, und die eigentlichen Schlingpflanzen erreichen den gleichen Zweck beim Wachsen, indem ihre Stengel sich in spiraliger Richtung um Stützen aufwinden. Alle selbständig in die Luft emporragenden Halme, Stengel und Baumstämme gewinnen aber ihr Gleichgewicht erstens durch die überaus zweckmäßige Verankerung im festen Erdboden, welche durch die Bewurzelung geschaffen wird, und zweitens durch die natürliche Steifigkeit oder Knickfestigkeit; auch in dem Plane des Aufbaues der Baumkrone kommen vielfach statische Principien zum Ausdruck.

Jeder aufrechte Stengel und Baumstamm steht nicht wie eine mit dem unteren Ende in den Erdboden gesteckte Stange, sondern wie eine mit breitem Fuß auf der Unterlage ruhende Säule. Dieser Fuß, die sogenannte Baumscheibe, wird dadurch geschaffen, dass das untere Ende des Stammes sich zertheilt in eine Mehrzahl starker Wurzeln, welche rings um das Stammende an der Oberfläche des Bodens und in ungefähr gleicher Richtung mit der letzteren radial um den Stamm ziemlich weit im Umkreise auslaufen, wobei sie sich in immer zahlreichere Wurzeläste von gleicher Lage und Richtung zertheilen. Diese Wurzelscheibe ist mit dem Erdboden verflochten und verwachsen durch das feinere Wurzelwerk, welches sich überall daran ansetzt, und durch die in tiefere Bodenschichten eindringenden Wurzelzweige, welche an den verschiedensten Punkten von der Wurzelscheibe ausgehen. Die charakteristische Form des Wurzelanlaufes, welcher sich wie starke Streben im Bogen an den Stamm ansetzt und die sogenannte Spannrückigkeit des letzteren bedingt, wie besonders bei den Weißbuchen, ist eine für die Standfestigkeit des Baumstammes bedeutungsvolle Construction.

Die großen Hauptäste des Baumstammes, welche sich in die Aufgabe, den Baumwipfel zu tragen, theilen müssen, zeigen nach Richtung und Ansatz zweckentsprechende statische Verhältnisse, welche hauptsächlich den charakteristischen Habitus der Baumkronen, der je nach Baumspecies verschieden ist, bedingen. Bei

Fichte, Tanne und Lärche, wo der Baumstamm bis zum Gipfel durchgeht und daher eine sehr große Anzahl von Aesten übereinander trägt, kommt auf den einzelnen Ast eine um so geringere Last; derselbe ist daher von mäßiger Dicke und setzt sich in fast horizontaler Richtung dem Stamme an. Bei den Laubbäumen dagegen, wo der Stamm sich schon beim Uebergange in die Krone in einige wenige Hauptäste theilt, auf welche sich das ganze Gewicht der Krone concentrirt, würde von rein mechanischem Gesichtspunkte aus die horizontale Richtung die unvortheilhafteste, die verticale die günstigste sein. Denn wenn wir die von dem Aste zu tragende Last in die zwei Componenten zerlegen, deren eine in Richtung desselben fällt und deren andere dazu rechtwinklig steht, also nur durch Biegungsfestigkeit überwunden werden kann, so ist klar, dass die letztgenannte Componente immer kleiner wird, je mehr der Ast sich der verticalen Richtung nähert. Das letztere sehen wir denn auch bei den Kronen der Laubbäume nach Möglichkeit erfüllt, so weit die andere Anforderung damit vereinbar ist, die darin besteht, den Blättern den besten Lichtgenuss zu verschaffen; das letztere erfordert aber einen möglichst großen Umfang der Krone, der nicht genügend geschaffen werden könnte, wenn die Hauptäste sich sämmtlich sehr steil senkrecht erheben würden. Wir dürfen somit den Aufbau der Baumkronen als eine Combination der beiden Bedürfnissen Rechnung tragenden Einrichtungen auffassen. Uebrigens hat auch der Astansatz am Stamme mehr oder weniger deutlich eine Form von wichtiger statischer Bedeutung: er stellt ein Consol dar; während der obere Nebenwinkel immer scharf einspringt, hat der untere die Form eines allmählich am Stamme herablaufenden Bogens, in Folge einer stärkeren Verdickung des Astansatzes an dieser Stelle, welche durch eine stärkere Entwickelung des Holzkörpers bedingt wird.

Allen Pflanzentheilen hat die Natur entsprechende Festigkeiten verliehen, vermöge deren sie verschiedenen unvermeidlich auf sie von außen einwirkenden mechanischen Kräften widerstehen können. Sehr verbreitet ist das Bedürfniss, einer in der Längsaxe des Körpers drückenden Kraft widerstehen zu können; dies wird erreicht durch die in der Mechanik sogenannte relativ-rückwirkende Festigkeit oder Knickfestigkeit. Dieselbe ist hoch entwickelt bei den Stämmen und Aesten der Bäume, sowie bei den selbständig steif aufrechtstehenden Halmen und Stengeln, denn dieselben vermögen eine ansehnliche Last zu tragen, ohne zu knicken. Dagegen ist sie nur schwach ausgebildet bei den oben erwähnten Kletterpflanzen, welche durch andere Mittel aufrechte Stellung gewinnen.

Der Widerstand gegen Zerbrechen durch eine auf die Längsaxe des Körpers senkrecht wirkende Kraft heißt relative Festigkeit oder Biegungsfestigkeit. Außer den Stämmen und Aesten der Bäume, den Halmen und Stengeln bedürfen derselben auch die dünneren Baumzweige, die Blattstiele und überhaupt alle Organe, welche die Biegungen, die der Sturm veranlasst oder die durch das eigene zu tragende Gewicht bewirkt werden, aushalten müssen.

Als absolute Festigkeit oder Zugfestigkeit bezeichnet die Mechanik den Widerstand gegen eine in der Richtung der Längsaxe des Körpers wirkende Zugkraft, welche den letzteren zu zerreissen sucht. Alle dünneren in der Luft wachsenden Pflanzentheile, wie Stengel, Blattstiele, lange Blätter, dünne, lange, schlaffe Baumzweige, an denen der Sturm zerrt, sowie die Stiele schwerer Früchte müssen zugfest sein.

Es giebt zwei Mittel, durch welche die Pflanze diese Festigkeiten gewinnt. Bei den jungen Pflanzentheilen, wie bei den im Frühjahr aufschießenden Blüthenstengeln vieler Pflanzen und bei den jungen Trieben und Blättern der Bäume im Frühjahre, wird Festigkeit, sowie sie hier bereits vorhanden ist, und wie sie sich thatsächlich in der Steifheit dieser Theile im frischen Zustande zeigt, lediglich durch den Turgor ihrer Zellen bedingt, wie wir aus der Erschlaffung dieser Organe beim Welkwerden erkennen. Auch die Gewebespannungen, welche auf der Turgescenz der Zellen beruhen, und die wir unten näher betrachten, bedingen mit die Steifigkeit der genannten Theile; es liegt hier also dieselbe Erscheinung vor, wie bei einem dünnhäutigen Kautschukballon, welcher im leeren Zustande einen schlaffen, faltigen Beutel, im mit Luft aufgeblasenen eine feste elastische Kugel bildet.

Wichtiger und für alle erwachsenen älteren Pflanzentheile allein in Betracht kommend ist das wesentlich anders geartete zweite Mittel, die Festigkeit zu erzielen, welches darin besteht, dass besondere Gewebemassen, welche an und für sich hart, knickfest, biegungs- und zugfest sind, in dem Pflanzentheile zur Ausbildung kommen. Wir bezeichnen sie als die **mechanischen Gewebe**, weil sie nur diese eine Aufgabe haben, der Pflanze ihre Festigkeit zu verschaffen und also etwa mit den Knochen des Thierkörpers verglichen werden können. In der Anatomie haben wir diese Gewebe bereits als Holz, Libriform, Bast oder Sclerenchym und als Collenchym genauer kennen gelernt; es ist auch dort bereits gezeigt worden, dass die Structur dieser Gewebe jenem Zwecke auf das beste entspricht, indem sie aus sehr dickwandigen Zellen bestehen, welche lückenlos und fest mit einander verkittet und zugleich von vorwiegend langgestreckter, faserförmiger Gestalt und mit zugespitzten Enden zwischen einander eingekeilt sind.

Wie tauglich die mechanischen Gewebe für ihren Zweck sind, der Pflanze die erforderliche Festigkeit zu geben, wird durch nichts klarer bewiesen als durch den Umstand, dass wir diese Gewebe in der Technik mit Vortheil gerade für solche Zwecke benutzen, wo die bezügliche Festigkeit verlangt wird. Zu Tauen, Stricken, allerhand Fäden, zu Binde- und Flechtmaterial, wo es also überall auf Zugfestigkeit ankommt, benutzen wir die Bastfasern verschiedener Pflanzen, also gerade diejenigen Organe, welche die Pflanze zur Erzielung der nämlichen Festigkeit selbst anwendet. Schiffsmasten, Bauholz, hölzerne Stangen benutzen wir der Knickfestigkeit ihres Materiales, also der nämlichen Eigenschaft wegen, auf welcher die Bedeutung des Holzes für die Pflanze beruht. Uebrigens sind diejenigen physikalischen Eigenschaften dieser Gewebe, welche bei der mechanischen Wirksamkeit in Betracht kommen, auch direct bestimmt worden. Darnach ist bei den Bastfasern das **Festigkeitsmodul**, d. h. die Zugkraft, bei welcher sie in Folge von Dehnung zerreißen, sehr groß. Diese Größe fällt auch meist nahe zusammen mit dem **Tragmodul**, worunter wir die Zugkraft verstehen, welche den Körper bis zur Erreichung der Elasticitätsgrenze auszudehnen vermag; sie beträgt für viele Bastfasern pro Quadratmillimeter 15—20, in einigen Fällen selbst 25 Kilo. Für den mechanischen Dienst der Bastfasern ist auch eine gewisse **Dehnbarkeit** derselben von Vortheil; dieselbe schwankt bis zur Erreichung der Elasticitätsgrenze zwischen 0,44 und 1,5 Procent.

Die Vertheilung der mechanischen Gewebe in den Pflanzentheilen entspricht

auch, wie SCHWENDENER ausgeführt hat, den Grundsätzen der theoretischen Mechanik. Der ganze Aufbau des Holzkörpers der Bäume ist in erster Linie auf den Zweck der Festigkeit berechnet, denn er bildet einen den größten Theil des Stammes ausmachenden centralen Cylinder, um welchen sich die weichere Rinde als eine verhältnissmäßig dünne Schicht ansetzt. Dem mit zunehmenden Alter des Stammes und der Aeste wachsenden Bedürfniss nach Tragfähigkeit entspricht die fortdauernde Zunahme der Stärke des Holzcylinders durch die alljährlich an seiner Peripherie neu hinzuwachsende Zone von Holz. Eine weit verbreitete Anwendung findet die Construction eines aus mechanischem Gewebe bestehenden Hohlrohres, gemäß dem mechanischen Principe, dass ein hohles Rohr erst bei höherer Belastung zerbricht als ein massiver Stab von gleichem Durchmesser. Bei Stengeln und großen Blattstielen der krautartigen dicotylen Landpflanzen wird diese Construction hauptsächlich durch den Holzkörper vermittelt, indem die Gefäßbündel in einem um ein sehr großes und oft hohl werdendes Mark weit gegen die Peripherie zu liegenden Kreise stehen, so dass ihre Holztheile zu einem festen Hohlcylinder zusammenschließen. Häufig betheiligen sich an der Bildung des mechanischen Rohres auch die in einem äußeren Kreise um den Holzkörper herumliegenden Gruppen von Bastzellen (Fig. 139 S. 197). Auch das in der äußersten Peripherie liegende Collenchym ist bald als ringförmig geschlossener Mantel ausgebildet, bald mehr in isolirten Platten, die in den vorspringenden Rippen gefurchter Stengel liegen, wie bei Umbelliferen etc. In den Stengeln der Monokotylen, besonders in den Halmen der Gramineen, kommt die Construction des mechanischen Rohres nicht mit Hülfe der Gefäßbündel zu Stande, weil letztere hier nicht in einem Kreise angeordnet sind; hier befindet sich unter der Epidermis eine besondere ringförmige Zone von engen dickwandigen Sclerenchym- oder Bastfasern (S. 223). Wenn solche Stengel zugleich grünes Rindengewebe besitzen, so bildet dieses einzelne Streifen, welche entweder in Durchbrechungen des Sclerenchymrohres oder in seichten Furchen, die dasselbe an der Außenseite zeigt, sich befinden (Fig. 156, S. 223), so dass im letzteren Falle der Festigungskörper nach dem Principe des gerippten Hohlcylinders construirt ist.

Blätter von großer Länge, die eine große Biegungsfestigkeit beanspruchen, zeigen in ihrem Baue das mechanische Princip verkörpert, dass ein Iförmiger Träger eine größere Belastung verträgt, als ein anderer von gleicher Querschnittsgröße. Als Gurtungen erweisen sich nämlich die an der Ober- und Unterseite des Blattes correspondirend liegenden Sclerenchymgruppen und als Steg der diese verbindende Fibrovasalstrang.

Pflanzentheile, welche im Erdboden oder im Wasser wachsen, werden eigentlich nur auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Damit hängt es zusammen, dass in den Stengeln der Wasserpflanzen und in den Wurzeln und Rhizomen die mechanischen Gewebe, nämlich die Gefäßbündel mit mehr oder weniger entwickelten Bastfasern einen centralen Strang in der Axe des Organes bilden, gemäß dem mechanischen Principe, dass da, wo es nur auf Zugfestigkeit ankommt, nicht die Form, sondern nur die Querschnittsgröße des Festigungskörpers entscheidend ist. Auch bei hängenden Pflanzentheilen, die also hauptsächlich zugfest sein müssen, liegen die Gefäßbündel, beziehendlich die Bastmassen näher dem Centrum, als es in den gleichnamigen aufrechten Theilen der Fall ist.

Die Eigenartigkeit der großen dünnen Blattgebilde erheischt besondere mechanische Constructionen. Hier sind es die Rippen des Blattes, welche diesen Dienst leisten, die wir in ihrer hierauf bezüglichen zweckmäßigen Anordnung und Structur in der Anatomie betrachtet haben. Mechanisch betrachtet sind die Laubblätter ein aus festen Schirmstäben bestehendes Gerippe, welches oberseits mit der Blattmasse, die dem Lichte exponirt werden soll, überspannt ist. Auch dem Einreißen der dünnen Blattmasse vom Rande her ist durch Einsäumungen mit feinen festen Rippen vorgebeugt.

Es kommt auch vor, dass ein Pflanzentheil, welcher keine mechanischen Gewebe besitzt, durch einen anderen, welcher mit solchen versehen ist, gefestigt wird; der letztere umgiebt dann den ersteren wie eine Scheide. Das bekannteste Beispiel

hierfür sind die Halmglieder der Gramineen. Der Getreidehalm würde ohne seine Blattscheiden sich nicht in aufrechter Stellung erhalten können. Jedes Halmglied hat nämlich unmittelbar über dem Knoten einen sogenannten intercalaren Vegetationspunkt, welcher das lange dauernde Wachsthum des Halmgliedes vermittelt, d. h. eine aus lauter Meristemzellen bestehende, daher weiche und sehr gebrechliche Stelle. Diese ist aber ganz verborgen hinter der vom Knoten ausgehenden und weit am Halme hinaufragenden Blattscheide, welche, mit mechanischen Elementen ausgestattet, große Biegungsfestigkeit besitzt und daher das Umknicken des Halmes an seinen zerbrechlichen Stellen verhütet. Man kann sich leicht von diesem Verhältnisse überzeugen, wenn man die Blattscheide am Knoten abschneidet; an der darüber befindlichen nun entblößten weichen Stelle knickt jetzt der Halm schon von selbst oder wenn er nur in geringe schwankende Bewegung versetzt wird.

Dass auch im Innern des Pflanzenkörpers gewisse weiche und zarte Gewebe durch einen Beleg oder eine Umscheidung von Bastelementen Schutz vor Zerreißung oder Druck erhalten, ist schon in der Anatomie angedeutet worden. Die vor den Siebtheilen liegenden Bastfasergruppen, die Sclerenchymscheiden der Gefäßbündel vieler Monokotylen und mancher Secretkanäle, die Endodermis der Wurzeln, sind Beispiele solcher Fälle.

Die normale Ausbildung der genannten mechanischen Gewebe, wenigstens in den am Lichte wachsenden Organen der Landpflanzen, ist von der Einwirkung des Lichtes abhängig. Es tritt eine Reduction derselben ein, wenn die betreffenden Pflanzentheile bei ungenügender Beleuchtung sich entwickeln; dieselbe nimmt in dem Grade zu, wie die Helligkeit abnimmt, und wird in der Dunkelheit am größten. In solchen Pflanzentheilen werden die Bast- und Sclerenchymzellen, sowie die Holzelemente in verminderter Anzahl gebildet und die Verdickung der Wände dieser Zellen ist eine wesentlich schwächere als im normalen Zustande. Daraus resultirt selbstverständlich eine entsprechend geringere Festigkeit der unter solchen Umständen erwachsenen Pflanzentheile, wie die Schlaffheit der im Dunkeln und selbst schon der an ziemlich schattigen Orten gewachsenen Stengel hinlänglich darthut. Aus dieser Beeinflussung erklärt sich auch die bekannte Erscheinung, die man das Lagern des Getreides nennt; sie ist die unmittelbare Folge einer ungenügenden Festigkeit der unteren Halmglieder, und diese ist verursacht durch die starke Beschattung, in welcher sich diese Theile in Folge des geschlossenen und dichten Standes der Getreidepflanzen auf dem Acker befinden. Darum tritt das Lagern nur im geschlossenen Bestande, nicht an einzeln außerhalb der Felder wachsenden Getreidehalmen ein; auch zeigt es sich nicht bei dünnstehendem Getreide, sondern nur bei dichtem Stande, darum auch besonders beim Weizen, wie überhaupt bei den üppig wachsenden Getreideformen, deren breite Blätter viel Schatten nach unten werfen. Man kann die Erscheinung künstlich erzeugen, wenn man Getreidepflanzen im Finstern oder an sehr lichtarmen Orten aufwachsen lässt.

An vielen Pflanzentheilen ist auch ein Widerstand gegen Reibung und Abscheerung (sogenannte Schubfestigkeit) unverkennbar. Schon viele grüne Blätter und Stengelorgane vermögen gewisse Reibungen auszuhalten, denen sie untereinander und Seitens fremder Körper sehr häufig ausgesetzt sind; noch widerstandsfähiger erweisen sich hierin die Zweige, Aeste und Stämme der Holzpflanzen. Es ist dies der Festigkeit der Hautgewebe, also der Epidermis und besonders der aus Kork bestehenden Bedeckungen der Stämme und Zweige zu verdanken. Auch die rückwirkende Festigkeit oder Druckfestigkeit ist bei manchen Pflanzentheilen in hervorragendem Grade ausgebildet, besonders bei solchen, welche eines Schutzes gegen Zerdrücken bedürfen, wie namentlich bei nussartigen Früchten, Fruchtkernen und Samen, welche dadurch vor Zerstörung durch Thiere geschützt sind und selbst den Darmkanal

der letzteren ohne zerquetscht zu werden passiren können. Die harten Hautgewebe, welche die Festigkeit dieser Organe bedingen, sind in der Anatomie erwähnt worden. Ueberhaupt wirken kräftig entwickelte Hautgewebe als Schutz oft gleichzeitig gegen verschiedene äußere Kräfte, sowohl gegen Reibung wie gegen Druck, gegen Verletzungen aller Art und selbst gegen Nässe und Kälte. Auch hierbei übernehmen oft besondere Pflanzentheile den Schutz für andere, die an und für sich schutzlos wären, indem sie ihnen als Umhüllung dienen. In dieser Beziehung ist besonders an die Winterknospen der Holzpflanzen zu denken, deren Knospenschuppen vermöge ihrer Construction aus mechanischen Zellen den unter ihnen befindlichen zarten Knospentheilen einen ausgezeichneten Schutz gewähren. Bei manchen Holzpflanzen, z. B. Philadelphus, ist die Knospe dadurch geschützt, dass sie in der stehenbleibenden Basis des abgefallenen Tragblattes vollständig eingesenkt sitzt. Auch den Involucralblättern und den Bracteen vieler Inflorescenzen, sowie den Kelchblättern der Blüthen kommt eine analoge Bedeutung mechanischer Schutzmittel zu.

Literatur. Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874. — Haberlandt, Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystemes. Leipzig 1879. — Ambronn, Sitzungsber. des bot. Ver. f. Brandenburg 1880. pag. 46. — Weinzierl, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1877, I. pag. 411. — Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. I. und II. Auflage. — Lukas, Beiträge zur Kenntniss der absoluten Festigkeit von Pflanzengeweben. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1882 und 1883. — Grevillius, Untersuchungen über das mechanische System bei hängenden Pflanzentheilen. Botan. Centralbl. 1887. Nr. 39. pag. 398. — Feist, Die Schutzvorrichtungen der Laubknospen. Nova Acta Ac. Leop. Carol. 1887. pag. 303.

9. Kapitel.

Die optischen Eigenschaften der Pflanzen.

§ 45. Die organisirten Bestandtheile der Pflanzenzellen lassen die Lichtstrahlen durch sich hindurch gehen, nur bei starker Einlagerung von Farbstoffen wird ihre Durchsichtigkeit vermindert. Die Zellmembranen, sowie die Stärkemehlkörner haben ein ziemlich starkes Lichtbrechungsvermögen, da sie sich mit großer Schärfe gegen Wasser und andere Einschlussflüssigkeiten abheben. Genauer ist der Brechungsindex nicht bestimmt: er dürfte ungefähr dem des Canadabalsams gleichkommen, da die meisten jener Gebilde in diesen eingebettet nahezu unsichtbar werden. Stärkekörner und Zellmembranen haben die Eigenschaft der Doppelbrechung, wie sie an Krystallen bekannt ist, d. h. sie zerlegen den Lichtstrahl in zwei Strahlen verschiedener Richtung, deren Licht dann polarisirt ist.

Bei den Stärkekörnern steht die eine optische Axe stets senkrecht auf der Schichtung; sie zeigen daher im Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols ein helles vierarmiges Kreuz, dessen Durchschnittspunkt stets mit dem Schichtungscentrum

zusammenfällt. Bei den centrisch gebauten Stärkekörnern hat daher dieses Kreuz eine regelmäßige Gestalt, während es bei den excentrischen Körnern zwei lange und zwei kurze Arme hat. Mit Hülfe dieser optischen Reaction kann man sogar die nicht direct sichtbare Structur eines Stärkekornes ermitteln, wenn z. B. keine Schichtung erkennbar ist; ebenso werden zusammengesetzte Stärkekörner dadurch als solche erkannt, indem sie ebensoviel Kreuze aufweisen, als Theilkörner vorhanden sind. Optische Anisotropie kommt wahrscheinlich auch sämmtlichen Zellmembranen zu, nur scheint sie bei jugendlichen und bei den schleimartigen Membranen äußerst schwach zu sein. Auch hier fallen die optischen Axen mit bestimmten morphologischen Richtungen zusammen, indem die eine stets genau radial zur Zelle gerichtet ist, so dass die beiden anderen in die Tangentialebene fallen, wo sie bald genau longitudinal und quer, bald schief gerichtet sind; ist Streifung vorhanden oder hat die Membran spaltenförmige Tüpfel, so geht die eine Axe den Streifensystemen oder der Richtung der Tüpfelspalten parallel. Auch zu den Quellungsrichtungen der Membranen stehen die optischen Axen in Beziehungen, indem nach ZIMMERMANN und SCHWENDENER in den meisten Fällen die größte Axe des optischen Elasticitätsellipsoides mit der Richtung der geringsten Quellung, die kleinste optische Axe mit der der größten Quellung zusammenfällt.

Nach der NÄGELI'schen Theorie soll die Doppelbrechung der organisirten Gebilde zu erklären sein aus einer krystallinischen Structur der einzelnen Micellen. Seitdem jedoch V. v. EBNER und ZIMMERMANN nachgewiesen haben, dass die optischen Eigenschaften der Membranen durch Zug und Druck Aenderungen erleiden, ist es wahrscheinlicher geworden, dass die Anisotropie durch eine gesetzmäßige Anordnung der an sich isotropen Micellen bedingt wird.

Die *Farbenerscheinungen* der Pflanzen beruhen meist auf der Anwesenheit entsprechend gefärbter Stoffe, die entweder in den Membranen der Zellen eingelagert sind, oder im Innern der Zelle als Farbstoffkörper oder als Lösungen von Farbstoffen im Zellsafte auftreten; in der Anatomie sind dieselben genauer behandelt worden. Dagegen wird, wie ich gezeigt habe, durch *Fluorescenz* farbloser Zellmembranen, die auf einem dunklen Gewebe ruhen, das Stahlblau der Samen von Paeonia und der Beeren von Viburnum tinus erzeugt. Die rothe Fluorescenz, welche das Chlorophyll in seiner alkoholischen Lösung zeigt, kommt an den lebenden grünen Pflanzentheilen meist nicht zum Ausdrucke. Die *weiße Farbe*, welche an so vielen Blumen zur Erscheinung kommt, wird nur durch Luft hervorgebracht, welche in den großen Intercellulargängen zwischen Zellen mit wasserklarem farblosem Safte enthalten ist, und zwar in Folge der Lichtreflexe, welche die zahlreichen kleinen Luftmassen erzeugen, in derselben Weise wie beim Schnee und beim Schaum des Wassers. Wird die Luft durch Wasser verdrängt, z. B. durch Auspumpen unter Wasser, so verlieren diese Blumenblätter ihr blendendes Weiß. Auch durch filzartige Behaarung, in welcher Luft festgehalten wird, kommt weißes oder weißgraues Aussehen zu Stande (Gnaphalium, Filago, Verbascum etc.). Der fettartige *Glanz*, den z. B. die Oberseiten mancher grüner Blätter zeigen, hat seinen Grund meist in einer äußerst glatten Cuticula. *Metallglanz*, wie er an einzelnen Stellen bunter Laubblätter vorkommt, rührt daher, dass das Mesophyll mit sehr großen Luftlücken bis unter die Epidermis tritt, und dass dort eine totale Reflexion des Lichtes an den Lufträumen erfolgt. Der Silberglanz der Blätter der Elaeagnaceen wird durch lufterfüllte Haargebilde hervorgebracht.

Sammetglanz, wie er an manchen Blumenblättern zu sehen ist, entsteht durch papillenförmige Beschaffenheit der Epidermiszellen, indem die Spitzen der Papillen wegen der veränderten Strahlenbrechung als leuchtende Punkte auf dunkelem Grunde erscheinen. Eine ähnliche Erscheinung ist das Leuchten des in schattigen Felsspalten wachsenden Vorkeimes von Schistostega, dessen große safterfüllte blasenförmige Zellen ähnlich wie Thautropfen das Licht brechen, und zwar so, dass das letztere die auf der Hinterwand der Zellen stehenden Chlorophyllkörner intensiv beleuchtet. Der Goldglanz der gelben Ranunculus-Blumenblätter rührt von glänzenden gelben Oeltropfen her, welche in den Epidermiszellen enthalten sind.

Einige wenige Pflanzen, und zwar ausschließlich Pilze, besitzen im lebenden Zustande die Fähigkeit, Licht zu entwickeln, sie zeigen die Erscheinung des Leuchtens im Dunkeln oder sogenannte Phosphorescenz. Die Ursache dieser dem Leuchten des Phosphors an der Luft ähnlichen Erscheinung ist noch unaufgeklärt.

In wärmeren Ländern kommen verschiedene leuchtende Hutpilze vor, wo die Lichtentwickelung besonders von den Lamellen des Hymeniums auszugehen scheint. Das Gleiche gilt von dem in Südeuropa vorwiegend am Grunde alter Oelbaumstämme wachsenden Agaricus olearius. Das schon seit dem Alterthum bekannte Leuchten des faulen Holzes rührt von darin lebenden Pilzen her, vornehmlich von dem Mycelium des Agaricus melleus, von welchem sowohl die gewöhnlichen Mycelfäden als auch die Rhizomorphastränge, besonders an ihren jungen lebenskräftigen Spitzen leuchten. Auch sind phosphorescirende Bakterien (Micrococcus-Formen) bekannt; auf ihrer Gegenwart beruht das Leuchten, welches man bisweilen an faulem Fleisch von Fischen und anderen Thieren, an faulen Kartoffeln etc. beobachtet. Bei allen leuchtenden Pflanzen ist die Erscheinung an die Gegenwart von Sauerstoff gebunden, sie erlischt beim Fehlen desselben und steigert sich in reinem Sauerstoff, verschwindet auch mit dem Nachlassen der Lebensenergie und mit dem Tode. Sie entspringt also einer besonderen Thätigkeit der lebenden Zellen und scheint mit der Athmung zusammenzuhängen, wiewohl sie mit dieser nicht gleichmäßig steigt und sinkt. Nach Ludwig ist die Lichtentwickelung der Rhizomorpha bei 25—30° C. am lebhaftesten, aber selbst wenige Grade über 0 noch, wenn auch schwach vorhanden. Vorausgegangene Beleuchtung ist keine Bedingung der Phosphorescenz. Nach Ludwig zeigt das Spectrum dieses Lichtes bei Agaricus melleus nur Strahlen vom Gelb bis Grün (45 bis 76), bei Xylaria hypoxylon vom Grün bis Blau (55 bis 85), bei dem leuchtenden Micrococcus vom Grün (76) bis ins Violett.

Literatur. H. v. Mohl, Botan. Zeitg. 1858. pag. 1. — Nägeli u. Schwendener, Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig 1877. — Dippel, Das Mikroskop. Braunschweig 1882. — N. J. C. Müller, Polarisationserscheinungen und Molecularstructur pflanzlicher Gewebe. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVII. pag. 1. — Victor v. Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig 1882. — Zimmermann, Zusammenhang zwischen Quellungsfähigkeit und Doppelbrechung. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883. pag. 533. — Schwendener, Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1887. pag. 659 und 1889. pag. 233. — Ambronn, Das optische Verhalten und die Structur des Kirschgummi. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 103. — Frank, Fluorescenzerscheinungen als Ursache der Färbung von Pflanzentheilen. Botan. Zeitg. 1867. pag. 405. — Hassack, Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter. Botan. Centralbl. 1886. Nr. 42. — Möbius, Ueber den Glanz der gelben Ranunculusblüthen. Botan. Centralbl. 1885. Nr. 29. — Noll, Ueber das Leuchten etc. der Schistostega osmundacea. Tagebl. d. Vers. deutsch. Naturf. 1887. —

LUDWIG, Ueber die Phosphorescenz der Pilze und des Holzes. Göttingen 1874. — Ueber die spektroskopische Untersuchung photogener Pilze. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. I, 1884. pag. 181. — Speciellere Literatur bei PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881, II. pag. 418.

10. Kapitel.

Die elektrischen Eigenschaften der Pflanzen.

§ 46. Da in der Körperwelt Störungen des elektrischen Gleichgewichtes etwas sehr Gewöhnliches sind, so ist es nicht anders zu erwarten, als dass dergleichen auch zwischen verschiedenen Gewebecomplexen der Pflanze sich nachweisen lassen. Doch sind die Zeiten vorüber, wo man daraus wichtige Aufschlüsse über das Leben zu erhalten hoffte. Nach unsern jetzigen Kenntnissen sind sie für das letztere ohne Bedeutung. An unverletzten Blättern der verschiedensten Pflanzen hat man schwache Ströme nachweisen können; dieselben gehen im Allgemeinen von den Blattrippen zur grünen Blattmasse. Auch in abgeschnittenen lebenden Pflanzentheilen bestehen elektrische Differenzen, indem fast überall mittelst des Elektrometers ein Strom angezeigt wird, welcher von der unverletzten Epidermis zum Querschnitt geht (sogenannter falscher Strom), während nach Abtragung der Epidermis oder tiefer liegender Gewebe umgekehrt ein meist stärkerer Strom vom künstlichen Querschnitt zum künstlichen Längsschnitt geht (wahrer Strom). Da es feststeht, dass durch mechanische Beugungen, durch Wasserbewegungen, besonders durch Eindringen von Wasser in Capillaren oder poröse Körper, sowie durch chemische Differenzen elektromotorische Wirkungen hervorgebracht werden, so haben wir Grund genug, jene Ströme für die bloßen Folgen derartiger Zustandsänderungen, die ja thatsächlich vielfach in der Pflanze bestehen, zu halten. Innerhalb der lebenden Zellen selbst aber konnte REINKE keine galvanischen Ströme constatiren.

Literatur. RANKE, Sitzungsber. der Bair. Akad. 6. Juli 1872. — VELTEN, Botan. Zeitg. 1876. pag. 279. — MUNK, Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea. Archiv f. Anat. u. Physiol. von REICHERT u. DU BOIS-RAYMOND 1876. — BURDON SANDERSON, Proceedings of the Royal Soc. of London, XXV. 1876 bis 1877. pag. 411. — KUNKEL, Arb. des bot. Inst. in Würzburg 1878. — REINKE, Kreisen galvanische Ströme in lebenden Pflanzenzellen? PFLÜGER'S Archiv f. d. ges. Physiol. XXVII. pag. 140.

11. Kapitel.

Das Wachsen.

§ 47. Wenn man sich überlegt, was man bei den Pflanzen eigentlich unter Wachsen verstehen soll, so sieht man bald ein, dass nicht jedwede Volumenvergrößerung eines Pflanzentheiles Wachsthum genannt

werden darf. Die durch bloße Wasserimbibition bedingte Quellung organisirter Gebilde (§ 36) ist ebensowenig eigentliches Wachsen wie die gleichfalls auf Wasseraufnahme beruhende, mit einer Volumenvergrößerung verbundene Turgescenz einer Zelle (§ 38). In beiden Fällen ist die Vergrößerung des Körpers wieder rückgängig zu machen durch bloße Entziehung des Wassers. Ebenso ist eine bloße elastische Dehnung noch kein Wachsen. Dies leitet uns auf das eigentliche Wesen des Wachsthums organisirter Gebilde: wir verstehen darunter diejenigen Vergrößerungen des Volumens, welche auf der An- oder Einlagerung neuer fester Moleküle gleichartigen Stoffes beruhen.

Das Wachsen ist eine allgemeine Eigenschaft lebendiger Organismen. Bei den Pflanzen tritt es uns ja in der allbekannten Erscheinung entgegen, dass jedes Individuum bis zur Erreichung der ihm von Natur vorgeschriebenen Größe und Gestalt allmählich vor unseren Augen heranwächst. Aber auch mikroskopisch können wir, wenn auch nicht direct, so doch durch Vergleichung verschiedener Alterszustände, erkennen, dass die organisirten Bestandtheile einer jeden Zelle während einer gewissen Zeit eine auf Wachsthum beruhende Vergrößerung erfahren. Und da ja alle Lebenserscheinungen der Pflanze aus den Thätigkeiten ihrer einzelnen Zellen resultiren, so liegt es auf der Hand, dass auch das Wachsen der ganzen Pflanze aus demjenigen ihrer Zellenbestandtheile abgeleitet werden muss und nur erst durch die genaue Kenntniss dieses ergründet werden kann. Wir werden daher zunächst mit dem Wachsen der organisirten Bestandtheile der Zelle uns beschäftigen, um daran die Mechanik des Wachsthumsprocesses an und für sich verstehen zu lernen.

Als Sätze von allgemeiner Gültigkeit, welche für alles pflanzliche Wachsthum charakteristisch sind, mögen hier bereits folgende hervorgehoben werden. Man unterscheidet an jedem pflanzlichen Gebilde eine je nach der Art des letzteren verschieden bemessene Periode des Wachsens von einem Zustande des Erwachsenseins, in welchem Leben und zwar verschiedene Lebensthätigkeiten fortdauern, das Wachsen aber seinen Stillstand erreicht hat. Der Vorgang des Wachsens ist an bestimmte Zustände der Zellen geknüpft, namentlich an einen gewissen Vorrath von Wasser in denselben: in Zellen mit Wachsthumsfähigkeit, welche, ohne todt zu sein, wasserarm oder wasserleer sind, findet, solange als dieser Zustand besteht, keinerlei Wachsen statt. Der auf Zutritt von Sauerstoff beruhende Athmungsprocess, der für alle Lebensthätigkeiten Bedingung ist, ist auch für das Wachsen unentbehrlich. Außerdem üben eine Menge verschiedener von außen auf die Pflanze einwirkender Naturkräfte bestimmte Einflüsse auf das Wachsthum aus, welche wir unten noch besonders kennen lernen werden.

I. Das Wachsen der organisirten Bestandtheile der Zellen. Fast alle geformten organisirten Gebilde der Zelle zeigen während einer gewissen Zeit Wachsthum, wovon wir uns leicht überzeugen, wenn wir homologe Zellen in verschiedenen Altersstadien vergleichen. Wir erkennen dann, dass vor allen Dingen die Zellhaut wächst, und zwar

thut sie dies in doppelter Weise. Sie erfährt erstens ein Flächenwachsthum; denn wir finden, dass Zellen, die in der Jugend klein sind, später einen viel größeren Umfang besitzen, länger und oft auch weiter geworden sind, was nur dadurch ermöglicht worden ist, dass die Zellhaut ihren Flächenraum vergrößert hat. Aber zweitens werden die Zellhäute sehr oft auch mit zunehmendem Alter dicker, sie haben also auch ein Dickenwachsthum. Unter den Inhaltskörpern der Zellen sind es besonders die Stärkemehlkörner, welche als sehr kleine Körnchen entstehen und dann bis zu einer bestimmten, für jede Pflanze typischen Größe heranwachsen; auch die Chlorophyllkörper, Krystalloïde etc. zeigen gewisse Wachsthumserscheinungen. Jedoch ist die Bildung echter Krystalle in den Zellen dem Wachsen der organisirten Gebilde nicht vergleichbar, sie ist der rein anorganische Process des Krystallisirens.

Der fundamentale Unterschied zwischen dem Wachsen der organisirten Körper und der Entstehung und Vergrößerung der Krystalle besteht darin, dass die Vergrößerung der letzteren durch Auflagerung neuer Substanz an ihren Oberflächen stattfindet, während die zum Wachsthum jener dienende plastische Substanz im Innern derselben vorhanden ist, wohin sie von anderen Organen her zugeführt wird: die Krystalle wachsen durch Apposition, die organisirten Gebilde durch Einlagerung, Intussusception; das Wachsen ist hier eine von innen her wirkende Ausdehnung. Wir haben in der Zellenlehre bei der Besprechung des Wachsens der Zellmembran und der Stärkekörner die Gründe für das Wachsthum durch Intussusception genauer erörtert und können darum hier auf das dort Gesagte verweisen. Es ist dort auch der Fälle gedacht worden, wo beim Dickenwachsthum der Zellhaut ein Wachsen durch Apposition neuer Schichten auf der Innenseite der alten vorzuliegen scheint; allein auch sie würden von der wahren Apposition beim Wachsen eines Krystalles noch immer verschieden sein, denn es könnte sehr wohl der Wachsthumsvorgang nur in der jeweils innersten Schicht der Membran erfolgen, hier aber in Form echter Intussusception. Auch die nähere Beschreibung des Wachsthums der Stärkekörner und der Zellhäute, insbesondere diejenige des verschiedenartigen Flächenwachsthums, sowie des bald centripetalen, bald centrifugalen Dickenwachsthums ist in der Zellenlehre zu finden. Hier würde nur noch zu versuchen sein, den Vorgang des Wachsens durch Intussusception als solchen seinem innersten Wesen nach begreiflich zu machen.

Wie uns NÄGELI eine Theorie von der Molecularstructur der organisirten Gebilde (S. 277) gegeben hat, so hat er eine solche auch für das Wachsthum geschaffen, welche mit Nothwendigkeit aus jener folgt. Die NÄGELI'sche Theorie nimmt, wie wir gesehen haben, eine unsichtbare Structur in den organisirten Gebilden an; für sie ist daher folgerichtig auch der moleculare Vorgang des Wachsens der directen Beobachtung unzugänglich, eben weil er auf der Entstehung der kleinsten unsichtbaren Elemente organisirter Pflanzentheile, der sogenannten Micellen beruht. Nach der NÄGELI'schen Theorie besteht das Wachsen organisirter Körper

darin, dass neue Micellen zwischen die bestehenden eingeschoben werden. Die Richtung, in welcher letzteres geschieht, bezeichnet die Richtung, in welcher der Körper durch Wachsen sich vergrößert. Wenn also eine Zellhaut Flächenwachsthum zeigt, so müssen in der Richtung der Fläche der Zellhaut neue Micellen zwischen alten entstehen und die letzteren in dieser Richtung aus einander drängen. Wächst eine Membran in die Dicke, so müssen rechtwinklig zu ihrer Fläche neue Micellen zwischen die vorhandenen eingeschoben werden. Die Entstehung der neuen Micellen hat man sich nun so zu denken, dass in Wasser gelöste Stoffe als Nährmaterial in die wachsenden Körper eindringen, was ja bei der Imbibitionsfähigkeit derselben möglich ist, und dass sie sich hier unlöslich ausscheiden, indem sie nun erst die chemische Form des wachsenden Gebildes annehmen. In welcher chemischen Verbindung das plastische Material im gelösten Zustande in das wachsende Gebilde eintritt, ist nicht näher bekannt; es liegt nahe anzunehmen, dass es da, wo es sich um Stärkekörner oder Zellhäute handelt, lösliche Kohlenhydrate sein werden: dieselben würden aus der eigenen oder aus einer benachbarten Zelle in den wachsenden Körper gelangen. In der Nägeli'schen Theorie können wir jedoch keine eigentliche Erklärung des Wachsens finden, sie vermittelt nur eine concrete Vorstellung des materiellen Herganges bei diesem Processe. Warum das plastische Material zwischen den festen Micellen des wachsenden Körpers in Form neuer fester Partikel sich ausscheidet, was ja das Wesentliche des ganzen Wachsthumsprocesses ist, bleibt völlig unerklärt. Und warum die Einlagerung der neuen Micellen nach bestimmten, mit dem Gesammtorganismus in genauen Beziehungen stehenden räumlichen Richtungen orientirt ist, warum dies in jedem Einzelfalle nach bestimmten, sich immer gleichbleibenden Maßen geordnet ist, warum das Wachsen zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt ohne nachweisbare Veränderung der molecularen Zustände der betreffenden Zelle zum Stillstand kommt, und endlich warum durch Einwirkung verschiedener fremder Kräfte das Wachsen in gesetzmäßiger Weise verändert wird, alles dies sind noch ungelöste Räthsel.

Wenn einstmals das Wachsen der vegetabilischen Gebilde eine naturwissenschaftliche, d. h. nicht auf bloße theoretische Speculationen basirte Erklärung finden sollte, so wird darin die Thätigkeit des lebenden Protoplasmas eine wichtige Rolle spielen. Jeder Versuch, das Wachsen zu erklären, bei welchem man diesen lebendigen Bestandtheil der Zelle außer Acht lässt, wird auf Irrwege führen. Darauf verweist uns schon die wichtige Thatsache, dass die Gegenwart lebenden Protoplasmas eine allgemeine Bedingung des Wachsens jeglichen Zellengebildes ist. Eine Zellmembran zeigt Flächen- wie Dickenwachsthum nur so lange, als ihr inwendig ein lebender Primordialschlauch anliegt; auch die wachsenden Stärkemehlkörner liegen immer im lebenden Protoplasma der Zelle eingebettet. Factoren, welche die Lebensthätigkeit des Protoplasmas beeinflussen, haben auch Aenderungen des Wachsthumsprocesses zur Folge; es ist hier besonders an die Thatsache zu denken, dass Störungen der

Athmung — und diese geht unzweifelhaft vom lebenden Protoplasma aus — auch hemmend auf das Wachsen wirken. Wie man sich nun die Betheiligung des Protoplasmas am Wachsthum zu denken hat, ist freilich noch unentschieden. Man könnte vielleicht, was von Wiesner in der That für die Zellhaut angenommen worden, jedoch ohne Beweis geblieben ist, sich vorstellen, dass die wachsende Zellhaut selbst von lebendem Protoplasma durchdrungen ist. Noll sieht in der ruhenden Hautschicht des Protoplasmas das bei den Wachsthumsvorgängen hauptsächlich betheiligte Organ, da das meist in Bewegung begriffene Körnerplasma nicht in dauernder Berührung mit der Zellhaut sich befinde. Auf eine mehr äußerlich physikalische Weise hat Sachs die Betheiligung des lebenden Protoplasmas am Wachsen aufgefasst, die freilich nur für das Flächenwachsthum der Zellhäute in Betracht kommen könnte. Es gründet sich dies auf die wichtige Abhängigkeit der Zellstreckung von dem Turgor der Zelle. Dass der letztere durch den lebenden Protoplasmasack bedingt ist, haben wir oben in § 38 kennen gelernt. Es ist nun von de Vries die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum bewiesen worden. Erstens zeigen Messungen, dass schlaff gewordene welke Wurzeln, Stengel und Blätter nicht wachsen, sondern dass dies nur im turgescenten Zustande geschieht. Zweitens fand de Vries, als er die Größe der Turgescenz der Zellen eines wachsenden Sprosses oder einer Wurzel bestimmte nach der Volumenverminderung, welche die Zellen im plasmolysirten Zustande erleiden, dass die Größe der Turgescenz ebenso steigt und sinkt wie die Geschwindigkeit des Längenwachsthums, welches man, wie wir unten noch näher sehen werden, in den einzelnen Zonen wachsender Organe ungleich findet, d. h. die Turgorausdehnung nimmt von der Spitze eines Sprosses oder einer Wurzel nach der Basis hin zunächst zu, in der Gegend des stärksten Wachsthums erreicht sie ihr Maximum, um von dort aus noch weiter gegen die Basis hin ebenso wie die Partialzuwachse abzunehmen. Dies hat jüngst auch Wortmann bestätigt. Wir können also sagen, eine Zellwand wächst in der Richtung ihres Umfanges nur so lange, als sie durch den hydrostatischen Druck des vom Primordialschlauch umgebenen Zellsaftes gedehnt wird. Nach Sachs' Vorstellung liegt nun in dieser passiven Dehnung der Zellhaut die Vorbereitung des Wachsthums, indem zwischen den durch die Dehnung aus einander getriebenen Micellen neue feste Micellen erzeugt werden. Wenn jetzt der Turgor aufhörte, so würde die Zelle sich nicht mehr um so viel zusammenziehen, als sie es vorher gethan haben würde: es ist durch Wachsthum eine bleibende Aenderung eingetreten. Aber dadurch sind allerdings momentan auch die durch den Turgor hervorgerufenen Spannungen theilweise ausgeglichen. Nun kommt es aber zu einer wirklichen Ausgleichung nicht, da nach der Einschiebung neuer Partikel der Turgor weiter steigt durch weitere endosmotische Aufnahme von Wasser, wodurch neue Spannungen hervorgerufen werden, welche abermals durch Einlagerung fester Micellen theilweise auszugleichen sind. Thatsächlich nimmt der Wassergehalt der wachsenden Zellen mit der Vergrößerung ihres Umfanges stetig zu.

Davon können wir uns erstens schon mikroskopisch an der Veränderung der Zellen in den wachsenden Regionen der Pflanzenorgane überzeugen: es wurde schon in der Anatomie erwähnt, dass die sehr jungen Zellen der Embryonen und Vegetationspunkte ganz und gar mit Protoplasma und Zellkern angefüllt sind; in dem Grade, wie sie an Umfang zunehmen, vermehrt sich das Zellsaftwasser in ihnen und die Masse des Protoplasmas tritt relativ mehr und mehr zurück, bis endlich der anfangs solide Protoplasmakörper sich in einen mit Wasser gefüllten Sack, welcher der Zellhaut fest anliegt, verwandelt hat (Fig. 179). In diesem Zustande der Zelle nimmt die Zellhaut immerfort noch lange Zeit an Umfang zu, wobei der Protoplasmasack eher dünner wird, indem er sich ausweitet, aber die Saftmenge in der Zelle vermehrt sich in gleichem Maße, denn die letztere bleibt dabei immer prall mit Wasser gefüllt, so dass die Umfangszunahme der Zelle fast genau dem Quantum des in ihr Inneres eintretenden Wassers entspricht. Gr. Kraus hat auch durch directe Bestimmung des Wassergehaltes verschieden alter wachsender Theile die eben erwähnte Thatsache festgestellt: in einem wachsenden Spross steigt der procentige Wassergehalt von den jüngsten Internodien an nach den älteren continuirlich bis zu einem Maximum, welches mit dem Aufhören des Längenwachsthums zusammenfällt, um dann allmählich wieder zu sinken. Es ist dabei auch bedeutungsvoll, dass während dieses ganzen Wachsthumsprocesses die Zellhaut nur unbedeutend an Dicke gewinnt, sondern dass erst später, wenn die Umfangszunahme ziemlich oder ganz

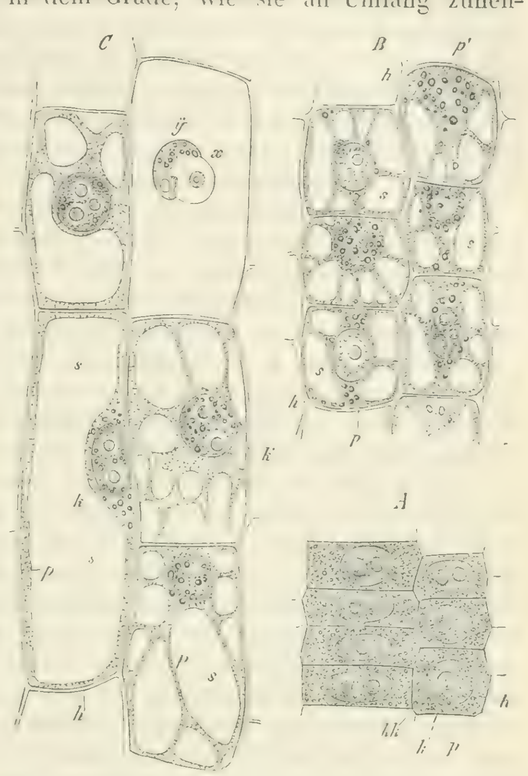


Fig. 179. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis im Längsschnitt. A dicht über der Wurzelspitze liegende sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *h* Zellhaut, *p* Protoplasma, *k* Zellkern, *kk* Nucleolus. *B* die gleichnamigen Zellen, etwa 2 mm über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmaplatten liegen. *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 mm über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die große Zelle links unten im optischen Durchschnitte; die Zelle rechts oben ist durch den Schnitt geöffnet, worauf der Zellkern durch das eingedrungene Wasser in eigenthümlicher Weise aufgequollen ist (*x y*). 550fach vergrößert. Nach Sachs.

aufgehört hat, das Dickenwachsthum der Zellwände beginnt; auf diese Weise bleibt die in die Fläche wachsende Zellhaut dehnbar; stark verdickte Zellmembranen sind im Allgemeinen nicht mehr fähig im Umfang zu wachsen. Dass auch die Dehnbarkeit der Membran als ein beim Flächenwachsthum derselben mitwirkender Factor zu betrachten ist, hat WORTMANN neuerdings betont. Messungen zeigten ihm, dass die Dehnbarkeit der Sprosse an der Spitze am größten ist und von da nach der Basis hin allmählich abnimmt. — Außer durch die Turgorkraft wird auch durch Gewebespannungen eine Kraft geliefert, welche Dehnung an Zellmembranen bewirkt; SACHS gesteht daher auch ihnen einen ähnlichen das Wachsthum vorbereitenden Einfluss zu.

Aber zu glauben, dass wir eine wirkliche Erklärung des Wachsens gewonnen hätten, wenn wir dehnende Kräfte in den wachsenden Zellen nachweisen können, wäre irrig. Wir dürfen auch nicht vergessen, dass manche Wachsthumserscheinungen sich überhaupt nicht mit der Auffassung vereinigen lassen, dass dem Wachsen ein dehnender Zug vorausgehen müsse; so z. B. die Bildung von Zellhautfalten, welche ins Lumen der Zelle hinein, also dem hydrostatischen Drucke entgegen wachsen (S. 110). Und auf das Dickenwachsthum der Zellhaut, sowie auf das Wachsen der Stärkekörner ist sie überhaupt nicht anwendbar.

Ebenso wie die Einlagerung von Wasser in die Zellmembran bei der Quellung, so geschieht auch diejenige fester Micellen beim Wachsthum unter Erzeugung lebendiger Kraft, welche äußere Widerstände zu überwinden vermag. So werden mannigfach von wachsenden Pflanzentheilen Druckwirkungen auf ihre Umgebung ausgeübt. Dies findet ganz gewöhnlich statt, wenn die wachsende Wurzelspitze in festem Erdreich sich den Weg bahnt, wobei sie die kleinen Theile des Bodens aus einander drängt; selbst in Quecksilber vermag dieselbe einzudringen. Noch mächtigere Wirkungen werden bekanntlich von wachsenden Baumstämmen nach außen hervorgebracht. Einigermaßen große Samen stoßen beim Keimen oft große Erdschollen und Steine empor. Wachsende Hutschwämme, wie Champignons, werfen z. B. schwere Blumentöpfe um, wenn sie ihnen beim Wachsen im Wege stehen. S. CLARK erzählt, dass ein Haselbaum, der zufällig durch das centrale Loch eines Mühlsteins gewachsen war, später dasselbe ausfüllte und, durch das Dickenwachsthum seiner Wurzeln gehoben, denselben mitgenommen habe, sowie dass eine junge Kürbisfrucht nach und nach mit Gewichten belastet, schließlich durch ein Gewicht von mehr als 4000 Pfund nicht gänzlich am Wachsen behindert worden sei.

§ 48. II. **Das Wachsen der ganzen Pflanze.** Im gewöhnlichen Leben nimmt man bei den Pflanzen oft Wachsen gleichbedeutend mit Ernährung, und doch ist beides ja schon begrifflich klar unterschieden, indem Wachsen allein Vergrößerung der Dimensionen bedeutet. Das neue Material, welches in eine Zellhaut, die im Umfange wächst, eingelagert wird, muss nicht nothwendig direct von außen aufgenommen werden, sondern kann in anderer Form schon in der Zelle vorräthig sein.

Recht überzeugend lässt sich darthun, wie Wachsen nicht nothwendig mit Ernährung zusammenfällt, wenn man Knollen, Zwiebeln oder gequollene Samen an der Luft liegen lässt oder aufhängt, wo dann ohne jede Aufnahme von Nahrungsstoffen die Wurzeln und Keimsprossen hervortreten. Der organisationsfähige Baustoff ist schon in gewissen Zellen dieser Theile in Form von Stärkemehl, Oel, Eiweißstoffen und dergleichen enthalten, ja sogar das reichliche Wasser, welches in die sich streckenden Zellen der wachsenden Organe eintreten muss, war in diesem Falle vorräthig in dem Safte der Parenchymzellen der Zwiebeln, Knollen und Samen. Und es ist überhaupt der gewöhnliche Fall, dass die Ernährungsorgane erst, wenn sie ihr Wachsthum nahezu abgeschlossen haben, mit ihrer Ernährungsthätigkeit beginnen: die Keimpflanze wächst zunächst ohne Nahrungsaufnahme, die Knospen der Bäume können im Frühjahre ohne Nahrungszufuhr austreiben, ein grünes Blatt beginnt merkbar zu assimiliren erst wenn es erwachsen ist, eine Wurzel Nahrung aufzusaugen erst in ihrer nicht mehr wachsenden Zone.

Beziehungen zwischen Wachsthum der Pflanze und Wachsthum und Theilung ihrer Zellen. Dass das Wachsen der Pflanze beruhen muss auf dem Wachsen der Zellen, aus welchen sie besteht, ist ohne Weiteres klar. Denken wir uns einen Pflanzentheil, welcher aus vielen kleinen Zellen zusammengesetzt ist, so wird sein Wachsen durch Summirung der an und für sich dem bloßen Auge unsichtbaren Vergrößerungen seiner einzelnen Zellen zu Stande kommen. Wenn z. B., wie es ungefähr auch den thatsächlichen Verhältnissen entspricht, in einem jungen Internodium eines Sprosses die Zellen 0,01 mm lang sind und sich nachher auf 0,1 mm verlängern, so ist dieses Wachsthum der einzelnen Zelle dem bloßen Auge völlig unsichtbar, und doch ist das Internodium dadurch zehnmal länger geworden; es ist nach dem unmittelbaren Eindruck, den es auf uns macht, mächtig gewachsen, nur durch Summirung der kleinen Zuwachse seiner Elementarorgane. Nun ist freilich in der Regel das Wachsen der Pflanze mit Vermehrung ihrer Zellen verbunden: der unmittelbare Augenschein lehrt uns, dass eine erwachsene Pflanze, z. B. ein Eichenbaum nicht etwa entsprechend größere Zellen hat als zur Zeit wo er als kleines Keimpflänzchen ins Leben trat; in beiden sind die Zellen annähernd gleich groß: mit dem Wachsen ging also eine enorme Vermehrung der Zellen durch Zelltheilung Hand in Hand. Man hat daher auch lange Zeit das Wachsen der Pflanze wesentlich auf die Vermehrung ihrer Zellen zurückzuführen gesucht und sich Mühe gegeben, den Gang der Zelltheilungen zu ermitteln, um aus der Art derselben gleichsam den Aufbau der Pflanze zu construiren, wie man etwa durch Aneinanderfügung von Bausteinen nach dem oder jenem Plane ein so oder anders geformtes Bauwerk hervorbringt.

Es ist Sachs' Verdienst, diese Vorstellung als eine unzutreffende beseitigt zu haben, indem er die fundamentale Thatsache feststellte, dass vielmehr das Wachsthum die primäre, die Zelltheilung dagegen die davon abhängige secundäre Erscheinung ist. Zwei Thatsachen stellen diesen

Satz unumstößlich fest. Erstens giebt es, worauf wir schon in § 1 der Zellenlehre hingewiesen haben, eine Anzahl nicht cellulär gebauter Pflanzen, wie Caulerpa, Vaucheria, Botrydium, Mucor etc., bei welchen die einzige Zelle ohne begleitende Zelltheilungen zu den complicirtesten Pflanzenformen auswächst. Zweitens ist bei allen übrigen Pflanzen, bei denen Wachsthum und Zelltheilung mit einander verknüpft sind, die letztere von dem ersteren abhängig. Um dies zu verstehen, muss man sich zunächst klar machen, dass, wenn eine Zelle in zwei Tochterzeilen sich fächert, die Richtung der neu auftretenden Theilungswand bestimmend für die räumliche Orientirung der beiden Tochterzellen ist. SACHS hat gezeigt, dass die Richtung der neuen Zellwände eines wachsenden Organes in einer gesetzmäßigen Abhängigkeit von der äußeren Form und von der Vertheilung des Wachsthums desselben stehen. Gesetze, die an den verschiedensten Organen, ganz unabhängig von der morphologischen oder physiologischen Qualität derselben, nachweisbar sind. Man kann das SACHS'sche Gesetz ziemlich allgemein so ausdrücken: die Theilungswand einer Zelle steht rechtwinklig auf der Richtung des vorhergegangenen stärksten Wachsthums und theilt das Volumen derselben gewöhnlich in gleiche Hälften. Die so überaus mannigfaltigen Bilder von Zellfächerungen, welche wachsende vielzellige Pflanzenorgane von außen oder auf Durchschnitten darbieten, lassen sich bei einigem Nachdenken auf dieses Grundprincip zurückführen.

Das SACHS'sche Gesetz der Zelltheilung ist natürlich nicht so zu verstehen, dass bei jedem Wachsthum eine Fächerung durch Theilungswände nothwendig eintreten müsste, wie ja doch die oben erwähnten nicht cellulären Pflanzen und auch sonst manche schlauchförmige Zellen, z. B. die Wurzelhaare, die Milchröhren etc., ohne Fächerung bleiben, sondern es besagt nur, dass, wo Zelltheilung beim Wachsen eintritt, dieselbe in der angegebenen Weise orientirt ist.

1. Den einfachsten Fall der rechtwinkligen Schneidung der Wachsthumsrichtung durch die Theilungswände bieten die nur nach einer Richtung wachsenden, also die fadenförmigen Organe, wie sie in den Pilzfäden, in den Fadenalgen, in vielen Haaren uns entgegen treten. Denn diese Gebilde stellen einfache Reihen von Zellen dar, welche eben dadurch zu Stande kommen, dass das Wachsthum nur nach einer Richtung fortschreitet und jede neu auftretende Theilungswand die Längsaxe und den Umfang des Fadens rechtwinklig schneidet. Es giebt hiervon nur wenige Ausnahmen, wo die Querwände mehr schief zur Längsaxe auftreten, wie bei den Wurzelfäden der Laubmoose. Wenn eine Mehrzahl mit einander verbundener Zellen gleichsinnig nach einer einzigen Richtung vorwiegend wächst, so müssen unserem Gesetze gemäß in solchen Pflanzentheilen die Zellen in der nämlichen Richtung in Reihen geordnet sein, was auch eine sehr allgemeine Erscheinung ist (Fig. 180, S. 363). Es trifft dies nämlich zu sowohl für schmale flächenförmige Gebilde, welche ein derartiges Wachsthum zeigen, wie z. B. bei einfach gebauten bandförmigen Blättern (Elodea, Vallisneria etc.) und bei Epidermen aller vorwiegend in die Länge wachsenden Organe, als auch bei körperlichen Geweben wie beim Grundgewebe aller langgewachsenen Wurzeln, Stengel und Blattstiele.

Gehen wir jetzt zu den complicirteren Fällen über, wo das Wachsen, sei es gleichzeitig, sei es succedan nach zwei oder nach drei Raumrichtungen erfolgt, so kann man geometrische Constructionen der Zelltheilungen entwerfen, wie sie nach dem SACHS'schen Gesetze gefordert werden, und wird dann auch diese allgemein an dem Zellnetz derartiger Pflanzentheile bestätigt finden.

2. Wächst eine Gewebemasse vorwiegend nach zwei Raumrichtungen, so wird sie zu einem flächenförmigen Gebilde, wie solche vielfach bei den Pflanzen vorkommen. Um nun aber die verschiedenartigen Formen des Zellnetzes solcher Gebilde nach dem Sachs'schen Gesetze richtig zu verstehen, ist es durchaus nöthig zu berücksichtigen, dass das Wachsen derselben auf zwei grundverschiedene Arten erfolgen kann: entweder in der ganzen Masse, also etwa so wie ein plattenförmiger Teig, den man austreibt, oder nur am Rande, etwa wie eine Papierscheibe, an deren Rand man immer neue Stücke anfügt. Man kann jenes als innerliches Wachsthum, dieses als Randwachsthum bezeichnen. In jenem Falle werden alle Zellen des Flächengebildes in der Zelltheilung fortfahren, in diesem werden dies immer nur die jeweiligen Randzellen thun. Selbstverständlich wird dies auf das Aussehen des Zellnetzes von Einfluss sein.

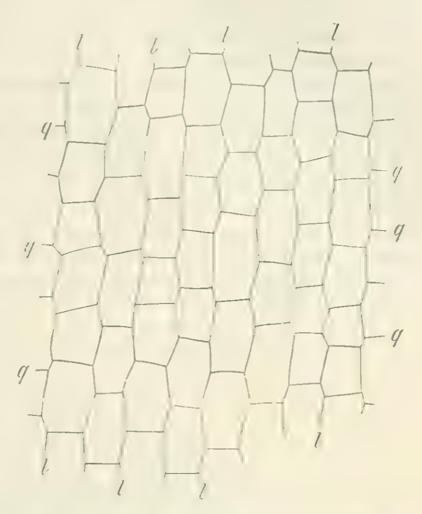


Fig. 180. Stück des Zellnetzes eines Blattes von Elodea canadensis. Die Zellen sind in parallele Längsreihen geordnet, $l\,l$ die Längswände, $q\,q$ die rechtwinklig schneidenden Querwände.

Nehmen wir für ein Flächengebilde mit innerlichem Wachsthum zunächst den einfachsten Fall an, dass das letztere an allen Punkten gleichmäßig und in den beiden auf einander senkrecht stehenden Richtungen der Fläche gleich ist, so müssen alle Zellen tessularische Form zeigen und schachbrettartig in zwei rechtwinklig sich schneidenden Linien arangirt sein, eben weil jede von Anfang an quadratische Zelle, sobald sie durch das Wachsen nach der einen oder nach der anderen Richtung mehr in ein Rechteck übergeht, unserem Gesetze entsprechend durch eine zur längeren Seite des Rechteckes rechtwinklig stehende Theilungswand halbirt werden muss (Fig. 181). Gewisse Algen, welche eine hautartige Zellschicht darstellen, wie Tetraspora, Merismopedia, Prasiola, Enteromorpha etc., zeigen in der That diese Form des Zellnetzes. — Tieferes Nachdenken

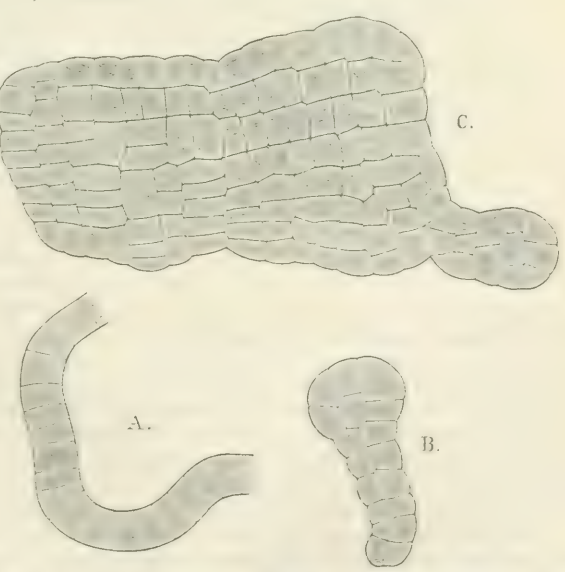


Fig. 181. Prasiola crispa. *A* ein Stück eines einfachen Fadens von Ulothrix. *B* aus einem Ulothrix-Fadenstück beginnt sich Prasiola zu entwickeln, indem die Zellen auch durch Scheidewände, welche in der Richtung des Fadens stehen, sich theilen. *C* ein kleiner Thallus von Prasiola, Zellen eine einfache Schicht bildend, alle in der Theilung durch rechtwinklig sich schneidende Scheidewände fortfahrend, daher tessular angeordnet, man sieht einzelne Zellen, in denen die bevorstehende Theilung, die bereits in den Nachbarzellen erfolgt ist, noch nicht eingetreten ist.

erfordert es schon, das Zellnetz zu construiren, wenn das innerliche Wachsthum eines Flächengebildes innerhalb einer gewissen Partie am stärksten erfolgt und von dort aus allmählich bis zum vollständigen Stillstand an anderen Partien abnimmt; und dies ist sogar der häufigere Fall, der an vielen blattförmigen Algen, am Laub von Lebermoosen, Blättern von Moosen, Farnvorkeimen etc. in mannigfachen Modificationen auftritt. Um nur an einem Beispiel diesen Fall zu erläutern, wählen wir den bandförmig flachen Thallus der Alge Dictyota, von welchem unsere Fig. 182 das obere Ende, den sogenannten Vegetationspunkt darstellt, die Stelle, wo das Band durch innerliches Wachsthum länger und breiter wird. Wir erkennen in *a* und *b* zwei sogenannte Scheitelzellen, durch deren Zweizahl hier eine künftige dichotome Verzweigung des Bandes sich vorbereitet, die uns hier aber nicht weiter interessirt. In dem Zellnetz erkennen wir zuerst die bogenförmigen parallelen Wände und Zellreihen, welche mit *1*, *2*, *3* etc. bezeichnet sind. Sie stellen die nach unserem Gesetze geforderten, rechtwinklig zur Längsrichtung des Wachsens aufgetretenen Theilungswände dar. Gleich hinter der Scheitelzelle liegt die Region, wo rasch das Breitenwachsthum des Bandes zu Stande kommt; in dem Maße, als dies zunimmt, sehen wir eine immer größere Zahl von Theilungswänden auftreten, welche diese Wachsthumsrichtung rechtwinklig kreuzen, d. h. es wird vom Scheitel rückwärts die Zahl der Längsreihen von Zellen immer größer, indem immer neue Reihen zwischen die alten eingeschoben sind. Das Zellnetz besteht also aus zwei Systemen von Linien, deren jedes auf einer der beiden Wachsthumsrichtungen senkrecht steht, und die sich also auch einander rechtwinklig schneiden, wodurch sie den Algenkörper in nahezu gleich große Areolen oder Zellen eintheilen; zwei solche Liniensysteme, welche sich unter nahezu rechtem Winkel schneiden, heißen in der Geometrie orthogonale Trajectorien. Unsere Figur kann ebensogut auch verwendet werden für solche Flächengebilde, welche durch basales Wachsthum zu Stande kommen; wir brauchen dann nur die Gegend von *1*, *a*, *b*, *1* nicht als Spitze, sondern als Basis zu betrachten.

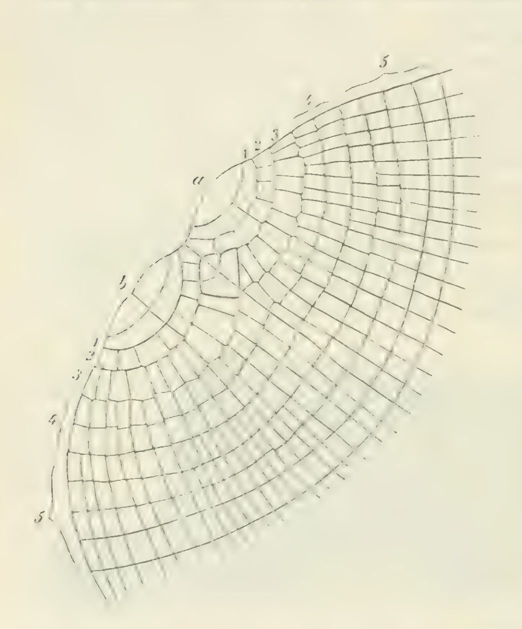


Fig. 182. Zellennetz des Endes eines bandförmig flachen Sprosses der Alge Dictyota. Nach Sachs.

Bei Flächengebilden mit Randwachsthum kann man sich nun ebenfalls das Zellnetz ohne Schwierigkeit geometrisch construiren und findet es auch so in der Natur bestätigt. Es mag uns hierzu die Fig. 183, S. 365 dienen, welche das Zellnetz der scheibenförmigen Alge Melobesia darstellt, und besonders deshalb instructiv ist, weil es zeigt, wie das Zellnetz ausfallen muss, wenn das Wachsthum an verschiedenen Punkten des Randes ungleich ist. An dem nach unten zu sichtbaren kleinen scheibenförmigen ältesten Theil des Thallus war das Wachsen anfangs ringsum gleichmäßig erfolgt; die ursprüngliche Zelle hatte sich durch zwei sich kreuzende Wände in vier Zellen getheilt, welche dann gleichmäßig im Umfange weiter wuchsen und sich entsprechend weiter theilten; doch sehr bald schritt das Randwachsthum nur noch in den Richtungen nach oben und nach links und rechts

weiter. Wir haben uns also zu denken, dass immer nur die jeweilig am Rande liegenden Zellen in centrifugaler Richtung wachsen; dem Sachs'schen Gesetze nach müssen sie sich also in demselben Maße successiv durch Wände theilen, welche rechtwinklig zu dieser Wachsthumsrichtung, also parallel dem Umfange liegen. Die Zunahme des Umfanges ist aber zugleich mit einem daselbst erfolgenden Wachsthum in die Breite verknüpft, und aus diesem resultiren die rechtwinklig zu jenen, also nach dem Umfang hin gerichteten Theilungswände. Da sie beide wiederum rechtwinklig sich schneiden müssen, so sind es ebenfalls orthogonale Trajectorien. Nach Sachs bezeichnet man die ersteren, also diejenigen Zellwände oder Zellwandrichtungen, welche gleichsinnig mit dem Umfange des betrachteten Pflanzentheiles verlaufen, als Periklinen, die anderen, welche nach dem Umfange hin gerichtet sind, als Antiklinen.

Bisher war es ein flächenförmiges Gebilde, welches wir durch Randwachsthum an Umfang sich vergrößern ließen. Geben wir der Fläche eine körperliche Gestalt, indem wir sie uns dicker vorstellen, so gelangen wir zu einem cylindrischen Gebilde, welches immer nur an seiner Oberfläche an Umfang zunimmt und daher auf seinem Querschnitt ganz dasselbe Zellnetz zeigen muss, welches wir eben kennen

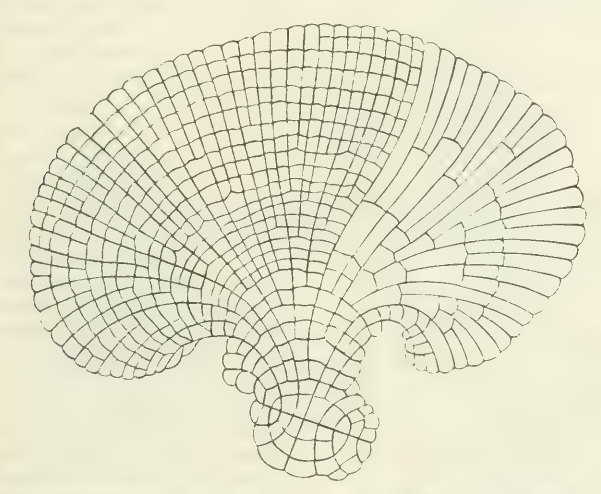


Fig. 183. Zellnetz der Alge Melobesia Lejolisii, von der Oberfläche aus gesehen. Nach Rosanoff.

gelernt haben. Gebilde solchen Wachsthums sind vor allem die cylindrischen Holzkörper der dicotylen Bäume, welche durch ihr Cambium in der bezeichneten Weise wachsen (S. 198). Ihr Querschnitt zeigt denn auch auf das deutlichste die Periklinen in Form der Jahresringe, die Antiklinen als die Markstrahlen und als die radialen Reihen, in welchen die Holzelemente angeordnet sind; auch trifft die Einschaltung neuer Antiklinen mit zunehmender Vergrößerung des Umfanges genau zu. Mag nun ein solcher Holzkörper im Umfange wachsen wie er will, stets bilden die Periklinen und Antiklinen orthogonale Trajectorien, wie aus der Betrachtung der folgenden Specialfälle hervorgeht. Wächst der Holzkörper ringsum gleichmäßig, so bleibt das Mark im mathematischen Mittelpunkte, die Jahresringe sind concentrische Kreise, die Markstrahlen geradlinige Radien, wie es in den inneren Partien unserer Figuren 184 und 185, S. 366, wirklich zu sehen ist. In einem gewissen Alter haben aber diese Aeste angefangen, ungleichmäßig im Umfange zu wachsen. Das Mark kam dadurch excentrisch zu liegen, die Jahresringe sind an der Seite des stärksten Wachsthums am dicksten, die Periklinen sind also keine concentrischen Kreise; darum sind aber auch die Markstrahlen keine geraden Linien mehr, sondern Bogen, deren Convexität immer der Seite stärksten Wachsens zugekehrt ist. Unsere Figur 185, S. 366 zeigt

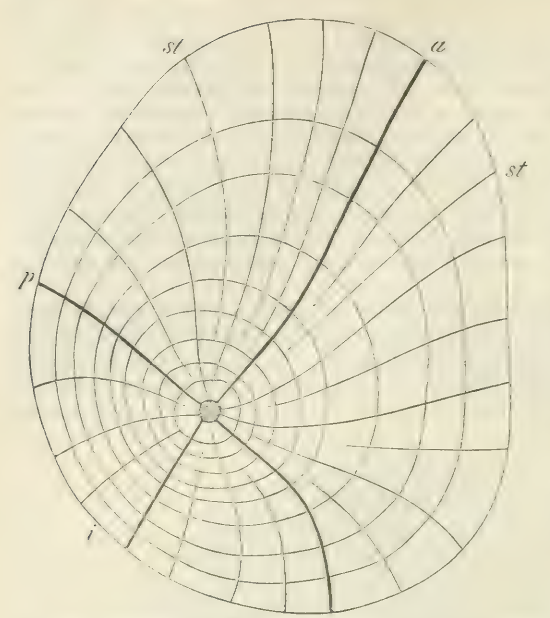


Fig. 184. Querschnitt des Holzkörpers einer Linde; *st* Markstrahlen, *a*, *p* Risse, die durch Austrocknung des Holzes entstanden sind. — *i* ist die Seite des schwächsten, *a* die des stärksten Dickenwachsthums. Nach Sachs.

auch noch einen besonderen Fall, welcher ebenfalls eine Bestätigung unseres Gesetzes liefert: bei *a* war der Ast entrindet worden, wodurch das Dickenwachsthum des Holzkörpers daselbst zum Stillstand gekommen ist; von den Rändern her, besonders bei *m* und *p* bildet aber der Holzkörper Ueberwallungen, welche in Form von Wülsten über die Wundfläche hin zu wachsen streben. Entsprechend dieser veränderten Wachsthumsrichtung wenden sich auch daselbst die Jahresringe bogig um und die Markstrahlen divergiren nach dieser Richtung hin, die Periklinen wiederum ungefähr rechtwinklig schneidend.

3. Wenn eine Zelle oder eine Gewebemasse nach drei Raumrichtungen wächst, und es erfolgen dabei Zelltheilungen, so lassen sich auch diese immer auf das Sachssche Gesetz zurückführen. Betrachten wir zunächst den einfachsten Fall, d. h. eine einzige ungefähr sphärische Zelle, so werden, je nachdem sie wächst, auch die Theilungswände in verschiedenen Richtungen einsetzen. Ein sehr häufiger Fall ist die Quadrantentheilung: wenn die Zelle in zwei Richtungen am stärksten wächst und daher mehr die Form einer runden Scheibe bekommt, so entstehen zwei rechtwinklig sich schneidende Scheidewände, welche zugleich den größten Durchmesser der Zelle halbiren, die letztere zerfällt dadurch in vier Quadranten. Oder die wachsende Zelle behält vollkommene sphärische Gestalt; dann erfolgt entweder Octaëdertheilung, d. h. der Körper zerfällt zuerst durch eine Wand in zwei gleiche Hälften, deren jede durch eine darauf rechtwinklig stehende halbirt wird, worauf eine mit der ersten und zweiten rechtwinklig gekreuzte Wand das Ganze in acht Octaëder zerlegt, oder aber es tritt die sogenannte Tetraedertheilung ein, d. h. es entstehen gleichzeitig sechs Theilungswände so, dass die Mutterzelle

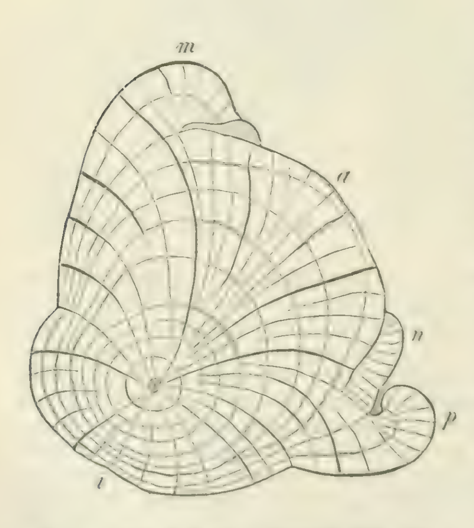


Fig. 185. Querschnitt des Holzkörpers eines Kirschbaumastes, der auf der Seite *a* vor zwei Jahren entrindet worden war, wodurch die Ueberwallungen *m*, *n*, *p* entstanden sind. Die dicken radial verlaufenden Linien sind Risse, die in Folge des Austrocknens des Holzes entstanden sind und in derselben Richtung verlaufen wie die durch feinere Linien dargestellten Markstrahlen. Nach Sachs.

in vier gleichgroße Tochterzellen zerfällt, deren jede einem Tetraëder gleicht, wie es die schematische Fig. 186 verdeutlicht. Wir sehen solche Theilungen auch wieder an physiologisch höchst ungleichwerthigen Zellen eintreten, wie z. B. bei vielen einzelligen Algen, in den Mutterzellen der Sporen und Pollenkörner, in den Köpfchenzellen von Haaren, an den zu Embryonen sich ausbildenden Eizellen etc., zum Beweise, dass sie nichts mit dem Charakter des Organes zu thun haben, sondern lediglich eine Folge des Wachsens sind. — Eine andere Theilungsweise beobachten wir, wenn die Zelle eine tetraëdrische Gestalt hat und unter Beibehaltung dieser Form ihr Volumen immer vergrößert, wie dies bei der tetraëdrischen Scheitelzelle vieler Gefäßkryptogamen der Fall ist. Thatsächlich theilt sie sich successiv durch Scheidewände, welche den drei Seitenflächen des Tetraëders parallel sind. Weil die Querschnittsansicht ein gleichseitiges Dreieck darstellt, so wurde seither hier gewöhnlich an eine Theilung in Winkeln von 60° gedacht. Sachs hat aber durch die Figur 187, die für sich allein klar verständlich ist, gezeigt, dass die successiv auftretenden Theilungen sowohl jedesmal das Volumen der Mutterzelle halbiren, als auch dabei rechtwinklig auf den vorausgehenden Wänden stehen.

Den Fall, dass ein körperliches Gewebe durch innerliches Wachsthum sich vergrößert und dabei Fächerung durch Theilungswände erfolgt, haben wir beson-

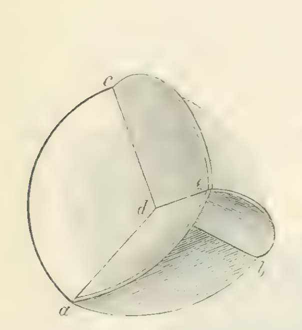


Fig. 186. Die sechs Theilungswände einer kugeligen Zelle, welche tetraëdrisch sich getheilt hat. Nach Sachs.

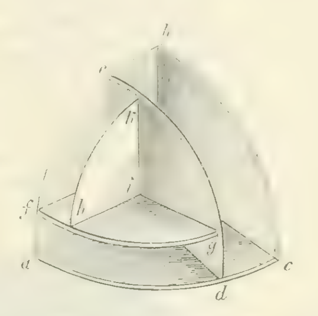


Fig. 187. Schema einer tetraëdrischen Scheitelzelle *a b c*, von oben gesehen; *d e*, *f g* und *h k* die Wände dreier auf einander folgender Theilungen; *i* der Winkel, wo sich die drei Wände wie die Seiten an einer Würfelecke schneiden. Nach Sachs.

ders in den ganz aus embryonalem Gewebe bestehenden Embryonen und Vegetationspunkten von Stengeln und Wurzeln. Wir erleichtern uns hier die Betrachtung, wenn wir die Objecte in ihren Quer- oder Längsschnitten studiren. Wir können uns nun auch hier geometrisch construiren, wie die Zellfächerung sich gestalten muss unter der Voraussetzung, dass immer anti- und perikline Wände sich rechtwinklig schneiden sollen. Wir gewinnen so die Fig. 188, S. 368, welche den Längsschnitt eines kegelförmigen Vegetationspunktes darstellen würde. Wenn *X X* die Axe und *y y* die Richtung des Parameters ist, so sind die Periklinen *Pp* eine Schaar von confokalen Parabeln, und die Antiklinen *Aa* ebenfalls eine Schaar confokaler Parabeln, welche in der entgegengesetzten Richtung verlaufen, aber Brennpunkt und Axe mit den vorigen gemein haben; zwei solche Systeme schneiden einander thatsächlich überall rechtwinklig. Vergleichen wir nun den medianen Längsschnitt eines ungefähr kegelförmigen Vegetationspunktes, z. B. den in Fig. 189 dargestellten von Abies pectinata, mit unserem geometrisch construirten Schema, so zeigt derselbe sofort die entsprechende innere Structur, d. h. sowohl die Peri- wie die Antiklinen in ihren charakteristischen Krümmungen. Um das stereometrische Bild der Zellfächerung eines solchen Körpers zu gewinnen, müssen wir uns die construirte Fig. 188 um ihre Axe *X X* gedreht denken. Nur muss man sich dann noch ein System von Zell-

wänden eingeschaltet denken, welche von der Längsaxe XX aus in radialen Richtungen nach der Oberfläche EE des Vegetationspunktes ausstrahlen und welche in Beziehung zum Dickenwachsthum Antiklinen darstellen. Es ist nicht schwer einzusehen, dass ein solcher Querschnitt concentrische Zellenschichten zeigen muss, welche zugleich radiale Reihen, die sich nach auswärts mehr und mehr spalten, erkennen lassen, wie dies denn auch thatsächlich an solchen Vegetationspunkten der Fall ist.

Es hätte nun keinen Zweck, alle denkbaren Fälle des Wachsens durch beson-

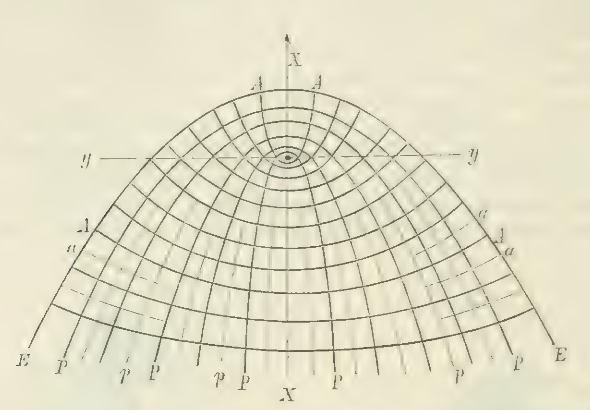


Fig. 188. Schema der Zellfächerung in einem Vegetationspunkte. Erklärung im Texte. Nach SACHS.

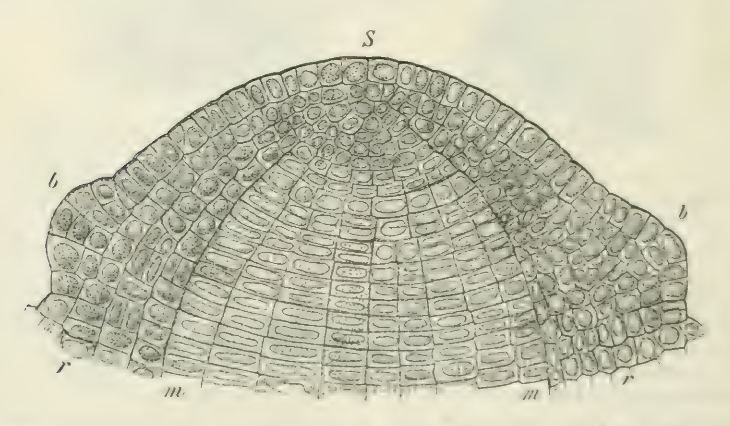


Fig. 189. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe von Abies pectinata, dessen Zellfächerung Anti- und Periklinen erkennen lässt, wie im Schema Fig. 188; *s* Scheitel, *b b* jüngste Blätter, *m* Mark, *r* Rinde. Nach SACHS.

dere stereometrische Constructionen zu erläutern. Die wichtigsten in der Natur vorkommenden Formen haben wir im Vorhergehenden betrachtet, und damit ist das Princip, um welches es sich hier handelt, genügend klar gemacht worden.

Aber es erheischt noch anzudeuten, dass die Zellwände bisweilen durch secundäre Einflüsse, namentlich durch Zerrungen, die mit dem weiteren Wachsthum des Ganzen verbunden sind, später Verschiebungen erleiden können. So kann dadurch die gewöhnliche rechtwinklige Schneidung der Anti- und Periklinen in eine mehr oder minder schiefwinklige übergehen, wie es besonders bei den excentrisch in die Dicke wachsenden Holzkörpern vorkommt. Wenn wir in unsere Fig. 184, S. 366

den Verlauf der Markstrahlen näher betrachten, so erkennen wir, dass sie die Jahresringe nicht genau rechtwinklig schneiden, sondern dass sie sowohl von rechts wie von links her nach der Seite des stärksten Holzzuwachses, nach *a*, hin abgelenkt sind von der geometrischen Richtung, in welcher sie genau orthogonale Trajectorien sein würden.

Bei einiger Ueberlegung wird man sich sagen müssen, dass das so allgemein hervortretende Sachs'sche Gesetz der Zellfächerung nicht der Ausfluss einer räthselhaften inneren Beziehung zwischen Wachsen und Theilung der Zelle ist, sondern dass seine Bedeutung in mechanischen Zweckmäßigkeitsgründen beim Aufbau eines Zellgewebes zu suchen ist. Wie bei jeder Construction eines Fachwerkes die festeste gegenseitige Verbindung dadurch erzielt wird, dass die Fachwände sich rechtwinklig schneiden und in möglichst gleichen Distanzen stehen, d. h. gleichgroße Fachräume abtheilen, so ist eben auch bei der Construction des Pflanzenkörpers von diesem Principe Gebrauch gemacht. Es ist hierbei besonders noch einer weit verbreiteten Eigenthümlichkeit in der Zellfächerung der meisten parenchymatischen Pflanzengewebe zu gedenken,

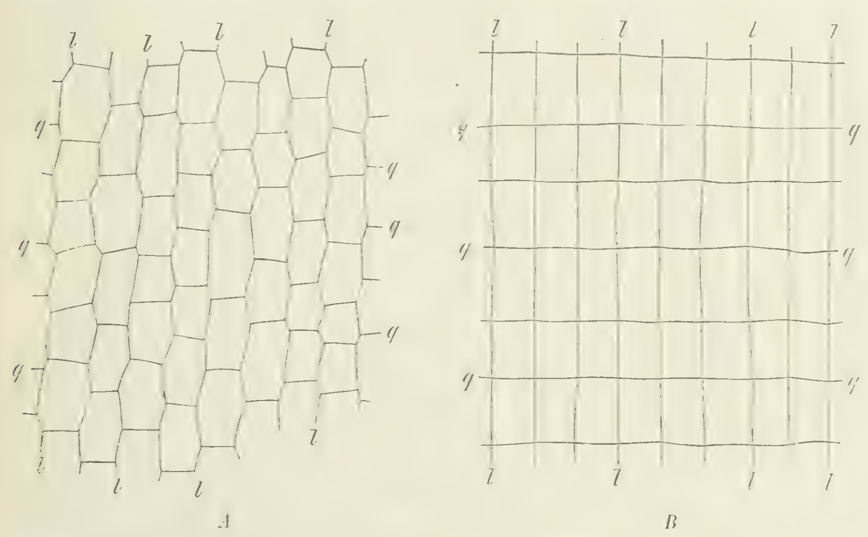


Fig. 190. *A* die gewöhnliche Form des Zellnetzes, wo die Querwände *q* nach Art versetzter Riegel die Längswände *l* verbinden, aus dem Blatt von Elodea canadensis, zum Vergleich die im Pflanzenreiche ungewöhnliche Form *B*, wo die Querwände durchlaufende Riegel bilden.

welche aus dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung der Theilungswände allein noch nicht folgt, wohl aber eine wichtige mechanische Bedeutung hat: die Querwände, die als horizontale Absteifungen fungiren, sind fast immer nach der Art versetzter Riegel (Fig. 190 *A*), nicht als durchlaufende Riegel (Fig. 190 *B*) construirt, d. h. es pflegt sich gewöhnlich die Querwand an die Mitte der Längswand der Nachbarzelle anzusetzen, so dass die Zellen zwar in Längsreihen, aber nicht etagenförmig verbunden sind, wodurch offenbar dem Einknicken der Längswände viel besser vorgebeugt ist, weil der Widerstand gegen den seitlichen Druck so am vollkommensten vertheilt ist.

Dass das Sachs'sche Gesetz nicht fordert, dass mit jedem Längenwachsthum einer Zelle jedesmal eine Querfächerung eintreten muss, wurde schon oben geltend gemacht. Bestimmte Lebenszwecke können sehr oft das Unterbleiben der Fächerung erheischen, wo es auf die Bildung langgestreckter Zellen ankommt. Auf diese Weise entsteht besonders das Prosenchym neben dem Parenchym: während in dem letzteren die rechtwinklige Fächerung der Zellen mit fortschreitendem Wachsthum

regelrecht Schritt hält, unterbleibt dieselbe in jenem und es müssen gestreckte faserähnliche Zellformen zu Stande kommen. Sehr einfach zeigt sich das z. B. bei der Bildung der prosenchymatischen Saumzellen an den Moosblättern, wie aus Fig. 191 erkennbar ist. Leicht lässt sich dieses einfache Schema auch auf die bei den Blättern der höheren Pflanzen vorhandenen Blattsäume und Blattnerven, sowie auf die Gefäßbündel der Stengel übertragen, wo es nur eine viel größere Anzahl faserförmiger Bastzellen oder ganze Fibrovasalstränge sind, welche sich von den parenchymatisch bleibenden Geweben differenziren. Auch das gleitende Wachsthum (S. 105) wird bei solchen Prosenchymzellen an der Verschiebung der Zellwände Antheil haben können.

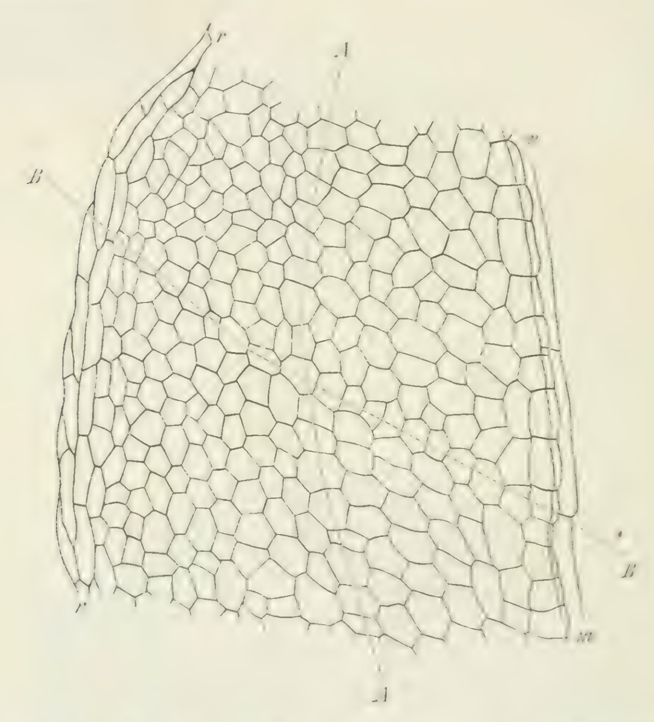


Fig. 191. Zellnetz eines Moosblattes (von Mnium) aus der linken oberen Hälfte des Blattes; *r r* der Blattrand, *m m* die Mittelrippe. Die Zellen sind deutlich in zwei sich schneidenden Richtungen *AA* und *BB* in Reihen geordnet, welche die beiden Richtungen angeben, in denen die Blattfläche gewachsen ist, und zu welchen rechtwinklig immer die Zelltheilungen eingetreten sind. Man erkennt zugleich, wie die prosenchymartigen Zellen des Randes, welche einen festen Blattsaum herstellen, einfach dadurch zu Stande gekommen sind, dass in ihnen die Theilungen rechtwinklig zum Längenwachsthum minder häufig gewesen sind als in den innerhalb der Blattfläche gelegenen Zellen.

Andererseits können, wo bestimmte Lebenszwecke solches erheischen, Zellwände auch ohne vorausgegangenes Wachsthum der Zelle in bestimmter Richtung orientirt auftreten, was natürlich auch nicht im Widerspruche mit dem Sachs'schen Gesetze steht, da dieses ja nur die Beziehung zwischen wirklichem Wachsen und nachfolgender Zelltheilung ausdrückt. Der angedeutete Fall tritt besonders bei der Bildung von Korkzellen ein, wo ohne vorheriges Wachsthum eine isodiametrische Zelle durch wiederholte Fächerung mittelst zur Oberfläche des Pflanzentheiles parallel gerichteter Theilungswände in eine Anzahl flacher scheibenförmiger Zellen zerfällt. Die Abgliederung der Kappenzellen bei den mit Scheitelzelle wachsenden Wurzeln (S. 121) ist ein analoger Fall.

Im Vorstehenden dürften alle Factoren berührt sein, von welchen das Zellwandnetz der gewachsenen Pflanze bedingt ist.

Vertheilung des Wachsens am Pflanzenkörper. Die Pflanze wächst anders als das Thier. Bei dem letzteren nimmt der Körper in der Periode des Wachsens in allen Theilen nahezu gleichmäßig an Größe zu, und dann folgt ein Zustand, wo das Thier völlig ausgewachsen ist und sämmtliche Organe fertig ausgebildet sind. Eine Pflanze wächst nur in ihrem ersten embryonalen Zustande innerhalb des Samens in allen Theilen gleichmäßig; aber auch später schließt sie niemals ihr Wachsthum ab: wir finden dann neben völlig erwachsenen Theilen jederzeit noch gewisse Punkte und Partien, an welchen das Wachsen des Körpers fortschreitet, wo Anlagen und Anfänge neuer Organe sich befinden, welche einer weiteren Entwickelung fähig sind. Man nennt diese Punkte im Allgemeinen Vegetationspunkte, pflegt sie aber je nach ihrer besonderen Form und nach ihrer Vertheilung an der Pflanze auch mit besonderen Bezeichnungen zu belegen: die an den Spitzen von Stengeln und Wurzeln liegenden können Vegetationskegel oder Vegetationskuppen, die in der Continuität eines langwachsenden Organes eingeschalteten intercalare Vegetationszonen, die im Innern von Stengeln und Wurzeln befindlichen, das Dickenwachsthum vermittelnden, die Form eines Cylindermantels besitzenden Vegetations- oder Verdickungsringe genannt werden.

Jeder Vegetationspunkt ist charakterisirt durch eine bestimmte Beschaffenheit seiner Zellen, auf welcher eben seine Wachsthumsfähigkeit beruht. Es sind nämlich solche Zellen, aus welchen die Pflanze in ihrem embryonalen Zustande ganz allein besteht. Wir haben diese Gewebeform schon in der Anatomie als das Meristem oder embryonale Gewebe kennen gelernt (S. 114) und gesehen, dass es aus lauter ziemlich gleichartigen, sehr kleinen, ganz mit Protoplasma und großem Zellkern erfüllten sämmtlich theilungsfähigen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 179, S. 359). Im Gegensatz hierzu bestehen die völlig erwachsenen Theile der Pflanze aus Zellen, die zwar von Meristemzellen abstammen und einstmals eben diese Beschaffenheit hatten, jetzt aber weit größer geworden sind und die mannigfaltigsten Ausbildungen angenommen haben und, was die Hauptsache ist, nun keinerlei Wachsthum oder Vermehrung mehr zeigen; weshalb man diese Gewebe im Gegensatz zu den Meristemen als Dauergewebe bezeichnet. So ist die räumliche Vertheilung des Wachsens an der Pflanze auch durch diese anatomischen Verhältnisse charakterisirt.

Die Region des Vegetationspunktes ist von dem erwachsenen Theile nicht scharf und plötzlich getrennt, sondern geht allmählich in denselben über; und so ist auch ein entsprechender Uebergang des embryonalen Gewebes in das Dauergewebe zu sehen. Die Meristemzellen beginnen daselbst rascher zu wachsen, sie strecken sich immer stärker in der Richtung des Wachsthums und gehen dabei allmählich ihrer definitiven Ausbildung entgegen.

So können wir mit Sachs drei scharf charakterisirte, jedoch conti-

nuirlich in einander übergehende zeitliche Wachsthumsphasen unterscheiden. 1. Der Zustand des embryonalen Wachsthums, der durch das eigentliche embryonale Gewebe der Vegetationspunkte dargestellt wird, und wo die Volumenzunahme noch eine sehr langsame ist, wie aus der überaus geringen Größe der Zellen daselbst hervorgeht. 2. Die zweite Phase des Wachsthums oder die sogenannte Streckung, wo die Meristemzellen durch allmähliche Streckung ihr Volumen mehr oder minder, oft sehr bedeutend vergrößern und dadurch ihre definitive Länge und Breite erreichen, wodurch aber eben auch der betreffende Pflanzentheil seine definitive äußere Gestalt erhält, so dass in dieser Phase das Wachsen seinen größten Effect erreicht. Das hinter dem Vegetationspunkt liegende Stück des Pflanzentheiles, in welchem diese zweite Wachsthumsphase herrscht, kann lang oder kurz sein, was je nach Pflanzentheilen sehr verschieden ist. In dieser Periode finden gewöhnlich besonders Anfangs außer der Zellstreckung auch noch zahlreiche Zelltheilungen, vorwiegend rechtwinklig gegen die herrschende Wachsthumsrichtung statt, die aber später mit dem Aufhören der Streckung mehr und mehr erlöschen. 3. Die dritte Phase des Wachsthums, welche eintritt, sobald in Folge der Streckung die definitive Größe der Organe und ihrer Zellen erreicht ist, und in welcher nun erst die innere Structur der Organe vollendet wird, indem durch die Veränderungen der Zellwände etc. die verschiedenen Gewebearten im Inneren und an der Oberfläche des Pflanzentheiles erzeugt werden oder ihre Vollendung erhalten, wo das Organ also aus Dauergeweben besteht.

Um auf die gewöhnlichsten Arten der Vertheilung des Wachsthums am Pflanzenkörper aufmerksam zu machen, mögen hier die wichtigsten Verhältnisse aus der Morphologie kurz anticipirt werden.

1. Ein Wachsen durch einen endständigen oder terminalen Vegetationspunkt, also ein sogenanntes Spitzenwachsthum oder acropetales Längenwachsthum findet sich bei sämmtlichen Wurzeln und bei vielen vegetativen Sprossen. Diese Organe endigen in einen aus embryonalem Gewebe bestehenden Vegetationskegel oder -kuppe. An der letzteren erfolgt, soweit es sich um Sprosse handelt, zugleich die Neubildung von Blättern: an den Seiten des Vegetationskegels erheben sich kleine Höcker, die allmählich sich vergrößern und immer deutlicher die Umrisse der zukünftigen Blattgestalt annehmen; auch sie bestehen aus embryonalem Gewebe. Unsere Fig. 192, welche eine ganze Pflanze schematisch darstellt, giebt uns ein Bild von der Vertheilung dieser Wachsthumspunkte am Pflanzenkörper. Von den in die Pflanze hineingezeichneten Linien, welche den Verlauf der Fibrovasalstränge bedeuten, soll hier abgesehen werden; alle im Wachsen begriffenen Theile sind durch Schraffirung kenntlich gemacht; wo die letztere verschwindet, treten die Theile in die dritte Phase des Wachsthums, in allen weiß gelassenen Partien findet kein Wachsen mehr statt. Im unreifen Samen unserer Pflanze würde man einen Embryo in der Form wie *I* vorfinden, an welchem *v* den Vegetationspunkt des zukünftigen Stengels, *w* denjenigen der Hauptwurzel, *c c* die Anlagen der beiden ersten Blätter, alles aus embryonalem Gewebe bestehend darstellt. In *II* sehen wir den Embryo des reifen Samens, wo die ersten Blätter *c c* beträchtlich gewachsen sind und zwischen *v* und *w* das hypocotyle Glied *h* eingeschaltet ist. Die durch weiteres Wachsen nach der Keimung aus dem Embryo hervorgegangene Pflanze sehen wir in *III*. Wir bemerken hier an allen Wurzeln *w w' w''* den Vegetationspunkt an der äußersten Spitze, sehen aber zugleich, dass hier die Phase der Streckung nur auf

ein kurzes Stück beschränkt ist. Thatsächlich zeigen auch Messungen, dass die Verlängerung der Wurzeln nur innerhalb einer etwa 3 bis allerhöchstens 10 mm langen Strecke von der Spitze an erfolgt. Anders beim Stengel: wir erkennen an der Spitze

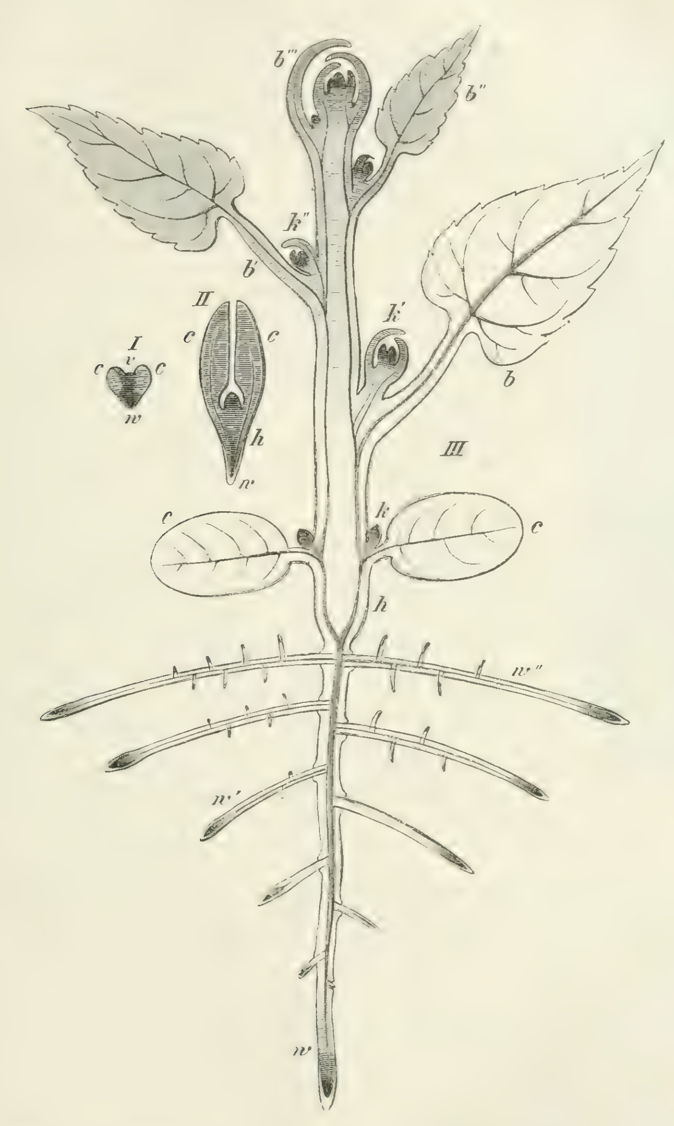


Fig. 192. Schema der Wachsthumsvertheilung an einer dicotylen Pflanze, *I* und *II* embryonale Zustände, *III* nach der Keimung; *c c* Cotyledonen, *h* hypocotyles Glied des Stengels; *w w'* Wurzeln, *b*—*b'''* Blätter, *k*—*k''* Knospen. Die Vegetationspunkte sind schwarz, die in Streckung begriffenen Theile grau gehalten. Nach Sachs.

desselben den Vegetationspunkt, aber über ein langes Stück des Stengels rückwärts setzt sich die Region der Streckung fort, so dass ungefähr erst unterhalb des Blattes *b* das Wachsen des Stengels abgeschlossen ist. Etwas Aehnliches sehen wir

auch beim Wachsen der jungen Blätter. Oben ist der Vegetationspunkt bedeckt von den jüngsten Blattanlagen, von denen immer jede nach unten folgende älter und größer ist; aber noch in den Blättern b''', b'' und b' setzt sich die Streckung fort, und erst im Zustande b kann das Blatt als erwachsen gelten. In der Nähe des Vegetationspunktes stehen die jungen Blätter noch dicht übereinander; in Folge der Streckung des Stengels rücken sie immer mehr auseinander, es entstehen die zwischen den Blättern liegenden sogenannten Internodien des Stengels, deren Länge um so größer ist, je stärker die Streckung war. An Stengeln mit besonders langen Internodien ist daher auch das unterhalb des Vegetationspunktes liegende in Streckung begriffene Stück von ansehnlicher Länge; es kann 10, 20, 30 cm und noch mehr erreichen. Jedoch ist in vielen anderen Fällen das Längenwachsthum durch Streckung sehr unbedeutend, so dass die ausgebildeten Blattbasen die Oberfläche des Sprosses ganz bedecken und dicht übereinander stehen, wie überall da, wo Blattrosetten durch sogenannte grundständige Blätter gebildet werden. Wenn der Stengel Zweige hat, so wachsen auch diese durch endständige Vegetationspunkte. Die Entstehung der letzteren erfolgt schon am Vegetationspunkte des Mutterstengels. Dieselben stehen nämlich gleich den Zweigen, zu denen sie heranwachsen, in den Achseln der Blätter, wie bei k, k', k'' etc. in unserer Figur zu sehen ist. Am Vegetationspunkte des Hauptstengels entstehen bald nach den Anlagen der Blätter auch bereits diese achselständigen Vegetationspunkte aus embryonalem Gewebe, bleiben aber dann oft längere Zeit auf diesen Anfängen stehen, während die übrigen Theile inzwischen durch Streckung ihre definitive Größe erreichen, erst später beginnen sie ihr Wachsthum, so dass oft erst an den erwachsenen Theilen eines Stengels Zweige erscheinen.

2. Ein Wachsen durch **intercalare** oder **basale Vegetationszonen** oder ein **intercalares** oder **basipetales Längenwachsthum** kommt besonders bei vielen Blüthenschäften vor, die sich aus der Erde hervorschieben müssen, aber um diese Zeit an der Spitze bereits die jungen Blüthen gebildet haben, also einen endständigen Vegetationspunkt nicht besitzen, wie bei Tulipa, Hyacinthus, Allium und den meisten anderen Zwiebelpflanzen, desgleichen an solchen Blättern, welche direct aus der Erde hervorschießen und zu beträchtlichen Längen heranwachsen müssen, wo also der Vegetationspunkt, wenn er die freie Spitze des Organes einnähme, in der gefährdetsten Lage sich befinden würde, das Blatt also leicht um sein Wachsthum kommen könnte, wie es bei den Blättern der meisten Monocotylen der Fall ist. Endlich finden wir auch bei manchen vegetativen Sprossen, welche anfangs in gewöhnlicher Weise durch einen terminalen Vegetationspunkt wachsen, dass die einzelnen Internodien ihre definitive meist beträchtliche Länge durch die Thätigkeit einer intercalaren Vegetationszone erreichen. In dieser Weise wachsen namentlich die Halme der Gramineen und der Equisetaceen, bei denen die Internodien von langen Blattscheiden umgeben sind, hinter denen sie anfangs, wo sie sehr kurz sind, ganz verborgen stehen, aus welchen sie sich aber später durch Wachsthum hinausschieben. Dabei bleibt natürlich immer die Basis des Internodiums von ihrer Blattscheide umschlossen und gerade die auf diese Weise geschützte unterste Basis des Internodiums stellt die intercalare Vegetationszone dar, denn sie besteht aus embryonalem Gewebe, welches durch eine in Zellstreckung begriffene Zone übergeht in das Dauergewebe, aus welchem der ganze übrige bereits ausgewachsene Theil des Internodiums besteht. Unsere Fig. 193, S. 375 wird diese Art des Wachsens hinlänglich klar machen. Alle intercalaren Vegetationspunkte der Stengel und Blätter sind nicht etwa aus Zellen, die bereits den Charakter von Dauergewebe besaßen, späterhin entstanden, sondern sie stammen ab von dem embryonalen Gewebe, aus welchem ursprünglich die ganze Anlage des Organes bestand. Betrachten wir z. B. ein solches Blatt im jugendlichen Zustande, so besteht es anfangs noch ganz aus Meristem. Zuerst hört nun die Spitze dieses noch ganz kleinen Blattes zu wachsen auf und verwandelt sich in Dauergewebe; das an der Basis verbleibende Meristem setzt das Wachsen fort, und in dem Maße nehmen weitere, der Spitze ferner liegende Partien den Zustand des Ausgewachsenseins an. Indem nun die

Neubildung von Zellen im basalen Meristem in dem Maße fortschreitet, als letzteres nach oben hin in Dauergewebe übergeht, wächst der Blattkörper zu immer größerer Länge heran, ohne sein an der Basis gelegenes embryonales Gewebe zu verlieren; seine Spitze ist der älteste Theil und jedes nach unten folgende Stück ist entsprechend jüngeren Alters. Ebenso sind die intercalaren Vegetationspunkte der Internodien der erwähnten Halme gleichsam von dem embryonalen Gewebe des ursprünglichen Vegetationspunktes übrig geblieben, nachdem die zwischenliegenden Partien zu langen Halmgliedern herangewachsen sind und ihre innere Ausbildung erlangt haben.

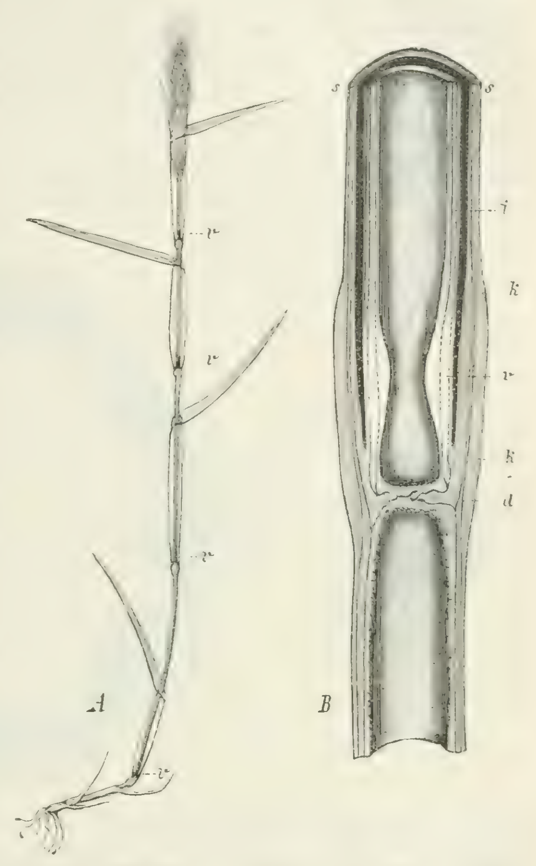


Fig. 193. Wachsthum des Getreidehalmes durch intercalare Vegetationszonen. *A* der wachsende Halm mit durchsichtig gedachten Blattscheiden; an den schwarz gehaltenen Stellen bei *v* oberhalb der Knoten die Vegetationspunkte am Grunde eines jeden Halmgliedes. *B* eine solche Stelle des Halmes der Länge nach halbirt und vergrößert; bei *d* die Grenze zweier Halmglieder, wo die Höhlung des Halmes durch eine von Gefäßbündeln durchzogene Scheidewand unterbrochen ist und wo auch die Blattscheide *ss* ansitzt, welche das nächste Halmglied umgiebt und an ihrem Grunde bei *kk* den Knoten bildet; das davon eingeschlossene Halmglied hat an der Basis seinen Vegetationspunkt in der hier weiß gelassenen Partie *v*; dieser ist es, durch dessen Wachsen das Halmglied sich verlängert.

3. **Dickenwachsthum**, d. h. derjenige Zuwachs, durch welchen der Querdurchmesser eines Organes vergrößert wird, tritt vielfach im Pflanzenreiche auf; so an Stengeln, Knollen, Wurzeln, Baumstämmen, Früchten, die nach und nach immer dicker werden. Es sind zwei wesentlich verschiedene Modalitäten des Wachsens zu unterscheiden, welche diesen Effect hervorbringen. Die eine können wir das **primäre Dickenwachsthum** nennen; sie ist nichts weiter als diejenige Volumenzunahme, welche durch die zweite Phase des Wachsthums oder die sogenannte Streckung an jedem wachsenden Pflanzentheile, allerdings in je nach Einzelfällen ungleicher Stärke erfolgt, welche also darauf beruht, dass die Zellen, oft unter Fortgang von Zelltheilungen nicht bloß in der Längsrichtung des Organes, sondern auch in der Richtung der Dicke desselben, ihr Volumen vergrößern. Das Heranwachsen der Knollen und der voluminösen Früchte dürfte wohl meistens auf diesem Wege geschehen. Jedenfalls aber beruht auf diesem Processe fast ganz und gar die Verdickung, welche Stengel, die nur eine Vegetationsperiode dauern, im Laufe des Sommers annehmen, und die oft nicht unbeträchtlich ist, wie wir bei Mais, Ricinus, Rheum, Sonnenblumen und anderen großen Compositen sehen. Da diese Verdickung der Stengel noch lange Zeit fortdauert, nachdem die Längsstreckung des betreffenden Stengelstückes abgeschlossen ist, so leitete man diese Verdickung bisher irrthümlich aus dem secundären Dickenwachsthum ab, welches aber hierbei

nur geringes leistet. Eine einfache mikroskopische Betrachtung belehrt uns, dass dabei das ganze Grundgewebe in allen Theilen eine entsprechende Vergrößerung und Vermehrung seiner Zellen erfährt. Der Markkörper erweitert sich beträchtlich, und entsprechend wachsen alle Zellen der Rinde und der Epidermis in peripherischer Richtung, unter gleichzeitiger Vermehrung. Bedingung für diese Streckung in der Querrichtung ist natürlich, dass an oder unter der Oberfläche kein starrer Gewebemantel liegt. Wenn daher, wie gewöhnlich in der Nähe der Peripherie ein Festigungsring vorhanden ist, so ist derselbe hier in kurzen Zwischenräumen von dehnbaren Gewebestreifen unterbrochen. Dieses mechanische Princip ist besonders in die Augen springend an dicotylen Stengeln. Der Holzring wird hier so lange nicht geschlossen, als das primäre Dickenwachsthum andauert: das Strahlenparenchym, welches die einzelnen Fibrovasalstränge von einander trennt und Mark und Rinde verbindet, gestattet durch sein Wachsen das erforderliche Weiterwerden des aus Holz gebildeten

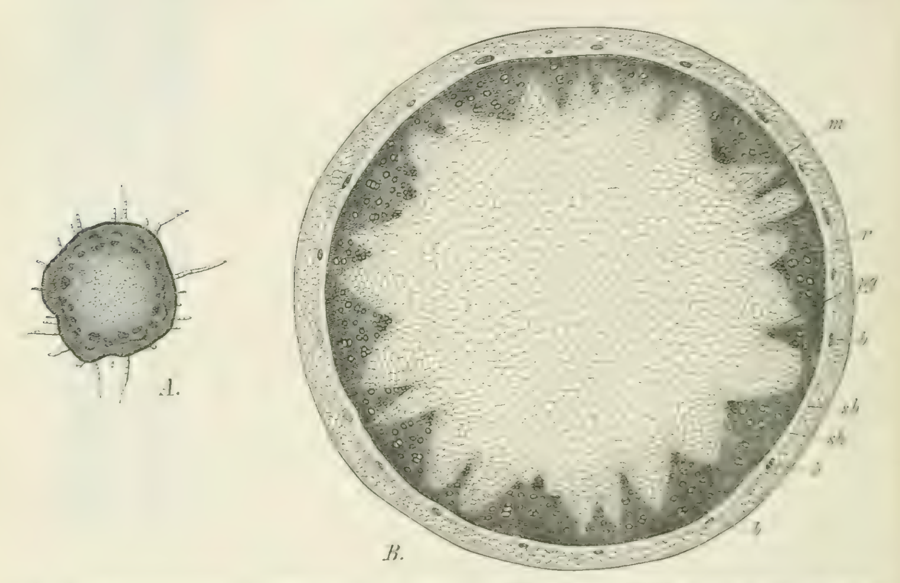


Fig. 194. Querschnitte des Stengels von Helianthus annuus, nach photographischer Aufnahme der Natur genau entsprechend vergrößert. *A* nach Abschluss des Längenwachsthums des Internodiums 2,5 mm im Durchmesser. *B* nach Abschluss des Dickenwachsthums desselben Internodiums, wo durch Wachsthum sämmtlicher Zellen des Grundgewebes die definitive Dicke des Stengels erreicht worden ist, 11 mm im Durchmesser; *m* Mark, *pg* die Gruppen der primordialen Gefäße, *sh* das secundäre Holz, *sb* der Siebtheil, *r* Rinde, *b b b* Bastfasergruppen.

Rohres. Eine Betrachtung unserer Querschnittsbilder (Fig. 194) eines Sonnenblumenstengels nach Abschluss seines Längenwachsthums in verschiedenen Stadien des primären Dickenwachsthums wird zum Verständniss dieser bisher nicht genügend berücksichtigten interessanten Wachsthumsmechanik beitragen.

Ein wesentlich anderer Process ist das secundäre Dickenwachsthum, wie wir es an Pflanzentheilen von langer Lebensdauer, besonders an den wachsenden Stämmen und Aesten der Bäume und an vielen Wurzeln perennirender Pflanzen finden, denn es ist localisirt auf einen besonderen, aus embryonalem Gewebe bestehenden Verdickungsring, welcher im Allgemeinen ziemlich nahe unter der Oberfläche des Körpers seinen Sitz hat und den ganzen centralen Theil umgiebt, welcher, selbst nicht mehr wachsend, durch die Zuwachsproducte des Meristemringes an seiner Peripherie durch Anlagerung neuer Zellen sich vergrößert. Dieses Princip ist verwirklicht in dem Cambiumringe, durch welchen das secundäre

Dickenwachsthum der Stämme und Wurzeln erfolgt, sowie in dem Korkcambium, durch welches die Korkhaut und die Rinde in peripherischer Richtung vergrößert werden. Es genügt, diese in der Anatomie genauer betrachteten Verhältnisse hier nur zu erwähnen. Für die Wachsthumsmechanik mag nur noch bemerkt werden, dass auch da, wo das Dickenwachsthum durch einen solchen im Innern liegenden Vegetationsring bewirkt wird, die außerhalb desselben liegenden peripherischen Gewebe entweder im Stande sein müssen, durch Zellstreckung in tangentialer Richtung sich mit auszudehnen, oder dass sie durch Zerrung verschoben oder sogar durch Zersprengung aus ihrem Verbande gelöst werden müssen. Alles dieses lässt sich thatsächlich an der secundären Rinde der in die Dicke wachsenden Baumstämme constatiren. Das Zerreißen und die Abschuppung der äußeren Borketheile der Baumstämme, welches die nothwendige mechanische Folge dieses Wachsthumsprocesses ist, geschieht jedoch in einer für die Pflanze unschädlichen Weise, wie wir in der Anatomie bei der Betrachtung des Korkes gesehen haben.

Die mannigfaltigen Körperformen, denen wir bei den Kryptogamen, insbesondere bei den Pilzen und Algen begegnen, kommen ebenfalls durch bestimmte Vertheilungen des Wachsens zu Stande, die bald mehr diesem, bald mehr jenem der hier geschilderten Typen entsprechen. Das Nähere hierüber muss in der Morphologie gesucht werden.

Die Wachsthumsgröße, d. h. die absolute Volumenzunahme, welche ein wachsender Pflanzentheil vom Momente seiner Entstehung an bis zum Abschlusse seines Wachsens erleidet, ist je nach Pflanzen und Pflanzentheilen ungemein verschieden. Es handelt sich hier um Erscheinungen, an die wir durch den täglichen Augenschein so sehr gewöhnt sind, dass wir nur selten daran denken, wie völlig räthselhaft sie im Grunde sind. Denn dafür, dass z. B. die linealischen, durch einen basalen Vegetationspunkt wachsenden Blätter von Typha die bekannte bedeutende Länge erreichen, während die ebenso gestalteten und wachsenden Blätter anderer Monocotylen, wie die von Hyacinthus, Aloë, Scilla, Leucojum etc., unter ganz den gleichen äußeren Bedingungen regelmäßig vielmal kürzer bleiben, fehlt es gänzlich an einer Erklärung. In ihren ersten Anlagen am Vegetationspunkte sind die Blätter bei allen diesen Pflanzen nicht merklich verschieden; es ist also wirklich ein verschiedenes Maß des Wachsthums, welches bei diesen Pflanzen jedesmal dem Blatte seine charakteristische Länge so unfehlbar giebt, dass die absoluten Größen solcher und anderer Organe uns eins der sichersten Merkmale zur Erkennung der verschiedenen Pflanzen gewähren. Auch die regelmäßigen constanten Höhen der Stengel, Größen der Blüthen, Früchte, Samen der einzelnen Pflanzen fallen unter diesen Gesichtspunkt. Die Constanz der absoluten Größe der Naturkörper ist zwar eine durch die ganze organische Natur gehende gewöhnliche Erscheinung, doch verliert dadurch das darin liegende wissenschaftliche Problem nicht an Bedeutung. Wir werden allerdings bei den Einwirkungen äußerer Kräfte auf das Wachsen sehen, dass durch diese die Wachsthumsgröße eines und desselben Organes, also die absolute Größe, in der das letztere in der Natur auftritt, beeinflusst werden kann, doch findet das immer nur innerhalb gewisser Grenzen statt, und unter normalen Bedingungen erreichen die einzelnen Theile einer jeden Pflanzenspecies mit großer Genauigkeit die ihnen vorgeschriebenen absoluten Größen.

Die Wachsthumsgeschwindigkeit wird gemessen durch den Zuwachs, um welchen ein wachsender Pflanzentheil von bestimmter Dimension während einer als Zeiteinheit angenommenen Dauer an Größe zunimmt. Wählt man dazu gleiche Zeiten, z. B. eine Stunde oder einen Tag, so lässt sich die Wachsthumsgeschwindigkeit verschiedener Pflanzenorgane oder einzelner Querscheiben eines Pflanzentheiles vergleichen. Es ist dabei wie gesagt die Länge des wirklich wachsenden Stückes maßgebend, weil man dadurch erst die eigentliche Wachsthumsintensität erfährt, denn wenn ein langer Pflanzentheil in seiner ganzen Länge wächst, so kann schon eine mäßige Wachsthumsintensität auffallende Effecte hervorbringen, während, wenn die wachsende Zone nur kurz ist, es großer Beschleunigung bedarf, um den Erfolg sichtbar zu machen.

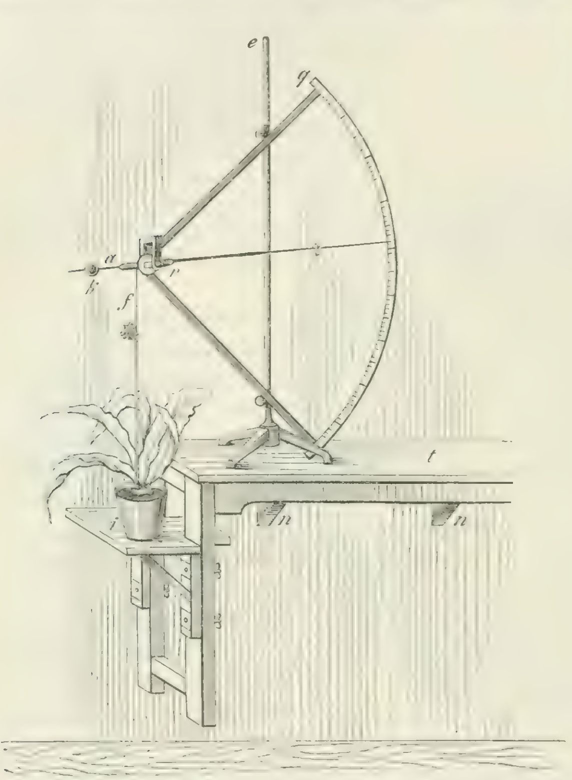


Fig. 195. Messung des Wachsthumes mittelst des Zeigers am Bogen. Auf dem Tische *t*, welcher zitterfrei nur durch die Console *n n* mit der Wand des Gebäudes verbunden ist, steht das Stativ *e* mit dem Bogen *q*, und der leicht drehbaren Rolle *r*, über welche der Faden *f* geht, der an die Spitze der wachsenden Pflanze angebunden ist. Letztere steht auf der verstellbaren Platte *i*. Mit der Rolle *r* ist der Zeiger *z* verbunden, der an seinem kurzen Arme *a* mit dem Gewicht *k* so contrebalancirt ist, dass der lange Arm *z* ein schwaches Uebergewicht hat und in dem Maße sinkt als die Pflanze sich verlängert, so dass seine Spitze auf dem Bogen *q* sich herabbewegt, an dessen Graduirung die Zuwachse gemessen werden können. Nach PFEFFER.

Das Messen selbst geschieht entweder direct mittelst des Zirkels oder durch Anlegen eines Maßstabes, wobei es oft vortheilhaft ist, auf die zu messenden Theile mit einem feinen Haarpinsel Querstriche von schwarzer Tusche aufzutragen. Zur Messung geringerer Verlängerungen besitzen wir besondere Apparate, die man generell als Auxanometer bezeichnen kann. Sie beruhen darauf, dass die geringen absoluten Zuwachse vergrößert werden; je nach dem verschiedenen Principe, nach welchem dies geschieht, haben wir verschiedene Auxanometer. Die Vergrößerungen werden entweder erzielt mittelst des Fernrohres, wie es SACHS zuerst that,

indem er ein Cathetometer benutzte, dessen Fernrohr eine Mikrometerscala enthielt und in 12 bis 20 cm Focalabstand von dem zu messenden Objecte sich befand; letzteres wurde durch ein Uhrwerk genau in einer Stunde in eine Umdrehung versetzt, wodurch die heliotropischen Krümmungen ausgeschlossen werden, welche beim Wachsen bei einseitiger Beleuchtung im Zimmer eintreten. Ganz ähnlich ist das von PFEFFER benutzte Ablese-Mikroskop, wobei das Fernrohr durch ein Mikroskop von ansehnlichem Focalabstand und einer Ocularmikrometer-Scala ersetzt ist. Bei anderen Apparaten geschieht die Vergrößerung des Zuwachses durch den ungleicharmigen Hebel. Ein solcher Auxanometer ist der zuerst von SACHS construirte Zeiger am Bogen (Fig. 195.). Er beruht darauf, dass ein an der Spitze der wachsenden Pflanze befestigter Faden über eine leicht bewegliche Rolle geführt wird, an welcher einerseits ein langer Zeiger, andererseits ein zum Aequilibriren oder zur Herstellung eines geringen Uebergewichtes des Zeigers dienendes verschraubbares Metallstück sich befindet. Die Zeigerspitze senkt sich mit Verlängerung der Pflanze und bewegt sich dabei vor einem graduirten Bogen hin, dessen Scala ein Ablesen der stark vergrößerten Zuwachse gestattet. Auf demselben Principe beruhen die Registrirapparate (Fig. 196, S. 380), bei denen die Zeigerspitze auf einem berußten Papier, welches auf einer durch ein Uhrwerk in ein- oder mehrstündige Umdrehungen versetzten Trommel aufgespannt ist, die in den gleichen Zeitintervallen erfolgten Zuwachse selbst aufschreibt. SACHS bediente sich auch hierzu des Zeigers am Bogen; wesentlich vervollkommnet sind die jetzt gebräuchlichen Apparate, welche nach den Angaben von WIESNER, BARANETZKY und PFEFFER construirt sind, wo die Vergrößerung durch eine Doppelrolle erzielt wird: eine kleine und eine große Rolle sind genau centrisch mit einander verbunden; der über die kleinere gehende Faden ist wiederum an der wachsenden Pflanze befestigt; über die große Rolle geht ebenfalls ein Faden, an dessen herabhängendem Ende sich ein kleiner leichter Metallzeiger befindet. Während die Pflanze wächst und die Doppelrolle in Drehung versetzt, senkt sich der Zeiger, vor dessen Spitze die mit dem berußten Papier bezogene rotirende Trommel vertical so aufgestellt ist, dass die Zeigerspitze die Linien schreiben kann. Durch Uebersetzungen mittelst Zahnräder kann man die durch das Uhrwerk in Bewegung gesetzte Trommel auf ein-, zweistündige etc. oder auf eintägige Umdrehungen verstellen.

Die Wachsthumsgeschwindigkeit ist je nach Species und Pflanzentheilen überaus verschieden. Aeußere Kräfte wirken allerdings, wie wir unten sehen werden, mächtig auf dieselbe ein. Aber unter gleichen äußeren normalen Verhältnissen zeigen die verschiedenen Pflanzen in der Geschwindigkeit des Wachsens ihre typischen Eigenthümlichkeiten, es giebt schnell und langsam wachsende Pflanzen und Pflanzentheile.

Wenn wir an irgend einem einzelnen Pflanzentheile, z. B. an einem Blatte, an einem Stengelinternodium oder an einer Querzone einer wachsenden Wurzel die Geschwindigkeit des Wachsens genauer verfolgen, so tritt uns ein ganz allgemeines Gesetz des pflanzlichen Wachsthums

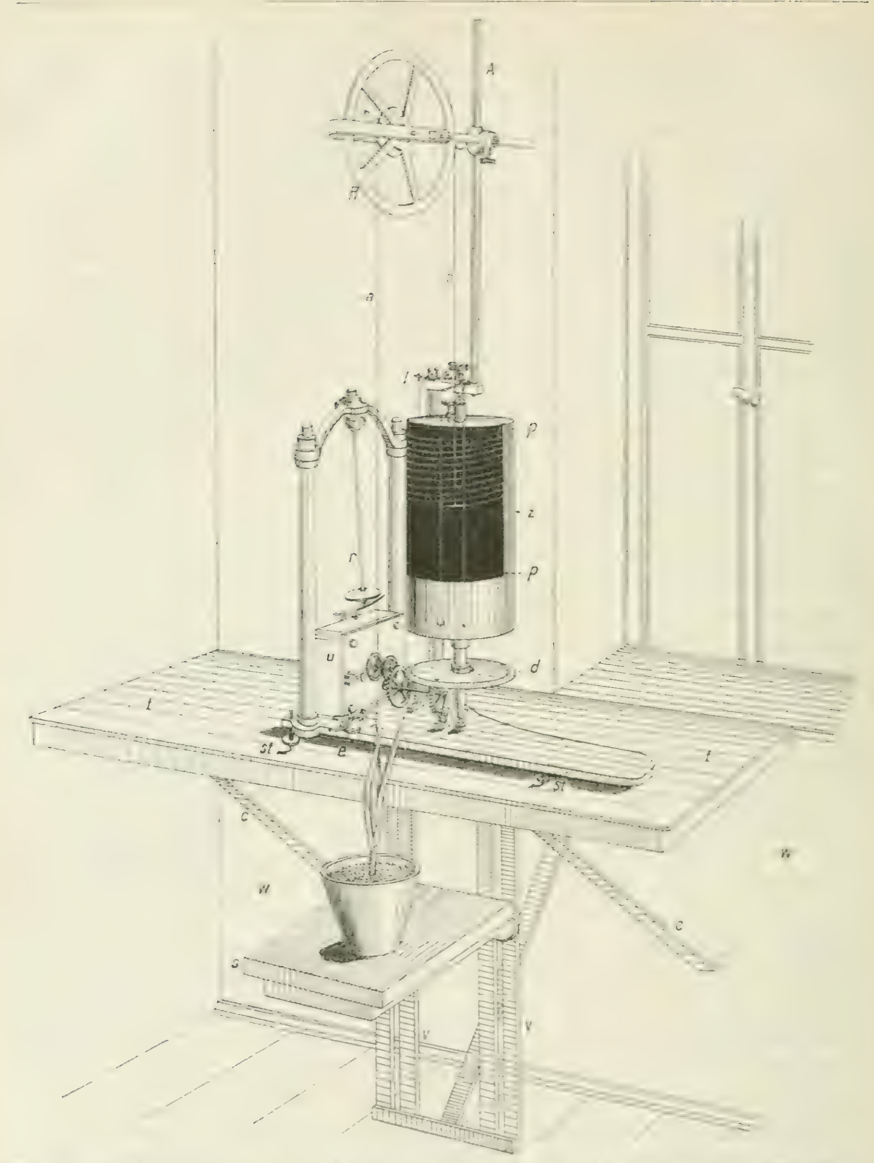


Fig. 196. Ein Auxanometer nach dem Principe des selbstschreibenden Registrirapparates. Eine Metalltrommel, die um eine verticale Axe drehbar ist, wird durch das Uhrwerk *u*, dessen Gang durch das Reversionspendel *r* regulirt wird, in Umdrehung versetzt. Die Bewegung wird durch Zahnradübersetzungen auf ein mit der Scheibe *d* parallel gestelltes und mit dieser festverbundenes Zahnrad übertragen, wodurch die Trommel in Umdrehung gebracht wird; letztere ist 1-, 2- oder 24stündig, je nach der durch die Einstellung bei *c* regulirten Zahnradverbindungen. Die Scheibe *d* trägt am Rande die Stundeneintheilung. An dem Stabe *A* ist die verstellbare concentrische Doppelrolle *Rr* angebracht, welche um ein centrisches Stahlzapfenlager äußerst leicht drehbar ist. Ueber die kleine Rolle *r* läuft ein Coconfaden *a*, dessen unteres Ende angebunden ist an der Spitze des Pflanzentheiles, dessen Wachsthum gemessen werden soll. [illegible] welcher wegen seines Uebergewichtes zu sinken vermag durch die Drehung der Rolle, sobald diese durch das Wachsen der Pflanze ermöglicht wird. Der Zeiger *z* wird durch zwei vertical hängende Fäden in seiner Lage so erhalten, dass er auf dem berußten Papier *PP*, welches auf der rotirenden Trommel aufgespannt ist, die Linien aufschreibt, deren Distanz das Maß für das Wachsen in den gewählten Zeitintervallen abgiebt. Der Apparat ist durch die Stellschrauben *st st* in verticale Stellung, durch das Loth *l* controlirbar, einzustellen. Er befindet sich auf einem zitterfreien Tische *t t*, der durch Console *c c* allein mit der Außenwand *w* des Gebäudes verbunden ist. In den am Tischrande angebrachten, frei in der Luft stehenden Schienen *v v* ist die Platte *s* verstellbar, auf welche die Pflanze zu stehen kommt.

entgegen, welches man mit Sachs als die große Wachsthumsperiode oder als die große Curve des Wachsens bezeichnen kann. Kein Pflanzentheil wächst in der Weise, dass er sein Wachsthum sogleich mit einer constant bleibenden Geschwindigkeit begänne und es mit derselben bis zum Aufhören fortsetzte. Vielmehr sehen wir, dass jeder Wurzel- oder Stengeltheil zuerst langsam, dann immer schneller sich verlängert, ein Maximum der Geschwindigkeit des Wachsens erreicht und dann wieder langsam und immer langsamer wächst, bis endlich das Wachsthum ganz aufhört. Diese Periodicität, welche sich durch Wachsthumsmessung klar erweisen lässt, fällt zusammen mit den Wachsthumsphasen, welche wir oben rücksichtlich der Betheiligung der Zellen am Wachsthum unterschieden haben: die erste Phase, welche durch die bloße Zellen-Vermehrung des embryonalen Gewebes charakterisirt ist, ist die Periode des langsamen Anfangswachthums; je mehr durch die beginnende Streckung der Zellen die zweite Phase eingeleitet wird, desto schneller geschieht das Wachsthum und erreicht seinen Höhepunkt während der stärksten Zellstreckung; das allmähliche Nachlassen der letzteren und der Uebergang in die dritte Wachsthumsphase bezeichnet den absteigenden Theil der großen Curve des Wachsens. Dieses rhythmische Auf- und Abwallen der Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt sich auch dann, wenn bei der Versuchsanstellung sorgfältig für das Gleichbleiben aller äußeren Einflüsse, wie Licht, Temperatur, Feuchtigkeit etc. gesorgt ist, d. h. wenn die Versuche in constanter Dunkelheit, bei möglichst gleichbleibender Temperatur, in gleichmäßig feuchter Luft etc. angestellt werden. Es sind dies also spontane, auf inneren noch unenthüllten Ursachen beruhende Schwankungen.

Innerhalb der großen Periode des Wachsens treten ebenso allgemein fortwährend kleinere oder größere und in ganz kurzen Zeitintervallen erfolgende sogenannte stoßweise Aenderungen des Wachsthums oder Wachsthumsoscillationen ein, die freilich oft nur mit dem Mikroskop nachweisbar sind und der großen Curve nichts von ihrem charakteristischen Verlaufe rauben, sondern höchstens sie als eine in kleinen Wellungen oder Zickzacks verlaufende Linie erscheinen lassen würden. Auch sie sind von äußeren Einflüssen unabhängig und beruhen ebenfalls auf unbekannten inneren Ursachen.

Beispiele besonders schnellen Wachsthums zeigen z. B. die Stämme von Bambusa arundinacea, welche zur Zeit des stärksten Wachsens in 24 Stunden um 0,609 bis 0,913 m sich verlängern, was pro Minute ca. 0,6 mm ergeben würde. Am Blatte von Victoria regia maß Caspary in 24 Stunden ein Wachsthum von 30,83 cm in die Länge und von 36,7 cm in die Breite. Nach Askenasy verlängern sich die Staubfäden von Triticum und Secale während ihres Hervorstreckens zwischen den aus einander weichenden Spelzen in ca. einer halben Stunde von 0,2 bis 0,3 cm auf 1,2 bis 1,5 cm. Pfitzer fand an den Perigonblättern von Cypripedium im Maximum eine Verlängerung um 7,8 cm in einem Tage, woraus durch Division mit der Länge des weichenden Stückes eine maximale Wachsthumsintensität von 0,00026 mm in der Minute berechnet wurde. Als schnell wachsende Pflanzen sind viele größere Pilze bekannt; Brefeld constatirte z. B. an den Stielen von Coprinus stercorarius während der lebhaftesten Streckung derselben eine Verlängerung um 1,35 cm in der Stunde, also um 0,225 mm in der Minute. Ein ungewöhnlich langsames Wachsthum finden wir

dagegen bei den meisten auf Steinen und Baumrinden wachsenden Flechten, welche in einem oder mehreren Jahren nur um wenige Millimeter zunehmen.

Um die große Periode des Wachsthums zur Anschauung zu bringen, ist es nöthig, dass die einzelne wachsende Querzone einer Wurzel oder eines Stengels schon vom Beginne ihres Wachsens an durch genau erkennbare Marken abgegrenzt ist, aus deren Distanzvergrößerung die Wachsthumsgeschwindigkeit sich ergiebt. An Wurzeln giebt es keine derartigen natürlichen Marken; man stellt solche künstlich her, indem auf einer gerade gewachsenen Wurzel mittelst eines feinen Haarpinsels mit schwarzer Tusche, von der Wurzelspitze beginnend, um je 1 mm von einander abstehende Theilstriche aufgetragen werden. Lässt man dann die Keimpflanze mit einer so graduirten Wurzel in einem abgeschlossenen feuchten Luftraume (unter einer

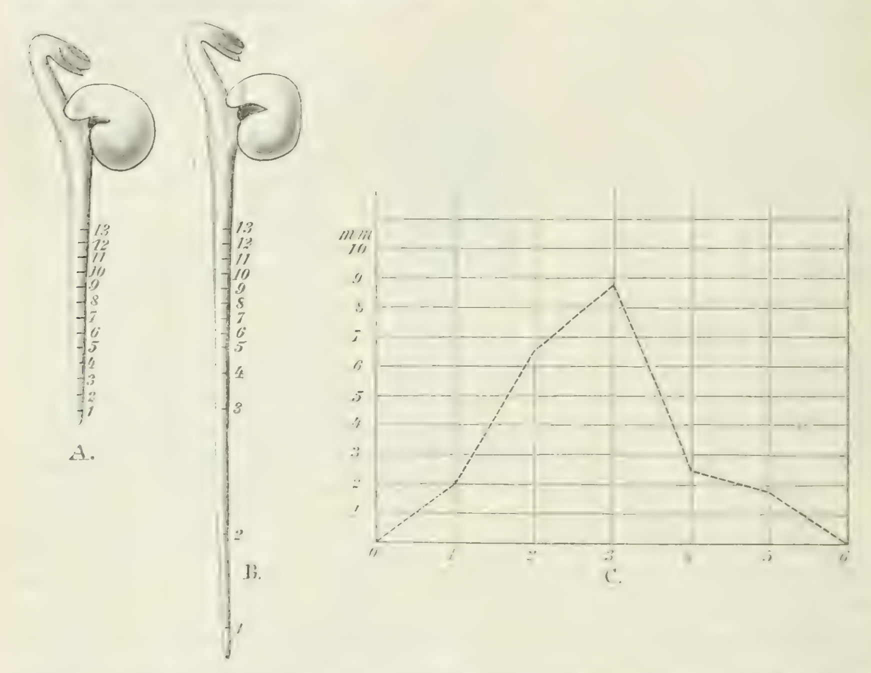


Fig. 197. Die große Periode des Wachsthums, dargestellt an den Wurzeln keimender Erbsen. *A* die Wurzel, soeben mit schwarzen Querstrichen von 1 mm Entfernung markirt; *B* das Aussehen nach 24 Stunden. Aus den ungleichen Geschwindigkeiten, mit welchen die einzelnen hinter der Wurzelspitze liegenden Regionen gewachsen sind, lässt sich die in *C* gezeichnete Curve construiren, wo die Zuwachse auf die einzelnen Abschnitte *1—6* in entsprechender Vergrößerung als Ordinaten aufgetragen sind; die punktirte Linie giebt dann die Curve des Wachsens.

Glasglocke oder in einem verschlossenen Glasgefäße) etwa einen oder zwei Tage lang bei gleich erhaltener Temperatur weiter wachsen, so bemerkt man nach dieser Zeit, dass die Theilstriche in Folge des Wachsens aus einander gerückt sind, etwa so wie es unsere Fig. 197 darstellt. Es fällt sofort auf, dass die einzelnen Marken in ungleichem Grade sich von einander entfernt haben, und das eben ist der Ausdruck der großen Wachsthumsperiode. Eine Ueberlegung genügt, um zu zeigen, dass die ungleiche Länge der mit *1*, *2*, *3* etc. bezeichneten verschiedenen Querstücke der Wurzel als Maßstab für die zeitlich auf einander folgenden Wachsthumsgeschwindigkeiten einer und derselben Querscheibe der Wurzel gelten können. Denn da die ganze Wurzel abstammt von der Zellenproduction, welche in dem unterhalb *1* liegenden Vegetationspunkte erfolgt, so muss jede Querscheibe der wachsenden Wurzel successiv hinter einander diejenigen Verlängerungsphasen durchmachen, welche

mit *2*, *3* etc. bezeichnet sind, bevor sie ihr Längenwachsthum abschließt, wie es die älteren Querscheiben unserer Wurzel bei *6* etc. thun, welche sich jetzt nicht mehr verlängert haben. So kann man denn aus diesen einzelnen Zuwachsen ohne Weiteres graphisch die große Curve des Wachsens unserer Wurzel construiren, wenn man, wie es nebenstehend geschehen ist, auf der Abscissenaxe die auf einander folgenden Stadien der wachsenden Querscheibe und auf den Ordinaten die denselben entsprechenden Zuwachswerthe zur Verdeutlichung alle um ein gleiches Multiplum verlängert) aufträgt. An Stengeln können uns diejenigen natürlichen Marken dienen, welche in den Insertionspunkten der auf einander folgenden Blätter gegeben sind. Denn in der Nähe des Vegetationspunktes des Stengels stehen dieselben noch in gleichen äußerst kurzen Distanzen unmittelbar über einander; je weiter rückwärts wir vom Vegetationspunkte gehen, desto länger werden in Folge der Streckung die Internodien. Und auch diese Verlängerungen zeigen deutlich die große Curve des Wachsens; man muss hier natürlich immer von der Länge jedes Internodiums diejenige des unmittelbar vorausgehenden nächst jüngeren subtrahiren, um die in dieser Phase erreichte Zuwachsgröße zu erhalten. Diese Werthe ebenso auf einer Abscissenaxe aufgetragen, ergeben dann eine ganz analoge Curve. — Wenn es sich um ein einfaches, am Grunde unverrückbar fixirtes Gebilde handelt, z. B. um ein aus dem Erdboden hervor wachsendes Blatt oder einen Blüthenschaft, so kann man die große Wachsthumscurve desselben mittelst des Registrirapparates gewinnen, weil sich solche Organe an ihrer Spitze anbinden lassen.

Um das Wachsen der Pflanzen in allen seinen Erscheinungen aufzufassen, darf auch die Wachsthumsdauer nicht unbeachtet bleiben. Wir verstehen darunter die Zeit, welche vom Beginn bis zum Ende des Wachsens eines Organes verstreicht. Auch diese Größe ist je nach Pflanzen und Pflanzentheilen sehr verschieden. Sie ist selbstverständlich bei kurzlebigen Pflanzen und Organen kurz; bei rasch sich entwickelnden Pilzen, Blüthen und Blüthentheilen kann das ganze Wachsen auf Tagesfrist, selbst auf wenige Stunden beschränkt sein. Langlebige Pflanzen haben zwar auch Organe, welche ihr Wachsthum in ziemlich kurzer Zeit vollenden, wie die Blätter, aber auch andere, deren Wachsen, wenn auch mit zeitweisen Unterbrechungen, über die ganze Lebensdauer der Pflanze sich ausdehnt, wie das durch den Cambiumring bewirkte Dickenwachsthum des Stammes, und das durch den Vegetationspunkt in der Gipfelknospe vermittelte Höhenwachsthum des Gipfeltriebes.

Bei allen mehrjährigen Pflanzen hat die Wachsthumsdauer eine Beziehung zu den Jahreszeiten, welche im Allgemeinen sich darin ausspricht, dass während einer verschieden langen Zeit, in welcher eben jedenfalls die Wintermonate mit enthalten sind, das Wachsthum still steht. In den Knospen dieser Pflanzen ist schon gegen Ende des Sommers der Vegetationspunkt des für das künftige Jahr bestimmten Triebes nebst den Anlagen seiner Blätter zu erkennen, alles noch aus embryonalem Gewebe bestehend, und bereit, sogleich in die zweite Wachsthumsphase oder die Streckung überzugehen. Aber mitten in diesem Werdegange tritt ein Stillstand, eine lethargische Ruhe ein; erst nach Ablauf des Winters, mit dem Beginn der höheren Temperatur und augenscheinlich durch dieselbe geweckt, geht der Wachsthumsprocess in diesen Organen wieder an, dieselben treten jetzt in die Phase der Streckung und das ganze Wachsthum ist dann meist in verhältnissmäßig kurzer Zeit vollendet. Man bezeichnet diese

Erscheinung als die Jahresperiode des Wachsthums. Das Bemerkenswertheste ist nun hierbei, dass die Zeit des jährlichen Wachsthumsstillstandes keineswegs nur auf die Winterzeit beschränkt ist, sondern bereits im Sommer, wo gerade die günstigsten äußeren Wachsthumsbedingungen gegeben sind, anfängt. Denn das Heranwachsen der neuen Triebe und Blätter ist bei den Holzpflanzen, sowie bei den meisten Stauden, besonders deutlich bei den Frühlingspflanzen, auf wenige Wochen im Frühlinge beschränkt. Ebenso dauert das jährliche Dickenwachsthum der Stämme und Zweige der Bäume, welches im Frühling beginnt, kaum über den Monat August hinaus. In den Baumwurzeln geht es jedoch, nach H. v. MOHL, offenbar ermöglicht durch den Schutz, den der Erdboden gegen die Winterkälte gewährt, bis weit in den Winter hinein fort; es erreicht hier bei der Eiche im Februar, bei der Esche im März, beim Apfel- und Kirschbaum erst im April seinen Abschluss, um schon im Mai oder Juni wieder zu erwachen. Auch das Längenwachsthum der Saugwurzeln der Holzpflanzen setzt sich bis in den Winter hinein fort. Wir erkennen aus allen diesen Thatsachen, dass die Jahresperiode des Wachsthums nicht durch äußere Einflüsse erzeugt sein kann, sondern in der Pflanze selbst bedingt ist. Wir haben bereits früher in § 27 gesehen, dass die Pflanzen der gemäßigten Klimate in ihre ganze Entwickelung eine erblich gewordene Periodicität aufgenommen haben, die Winterruhe, wie wir sie dort nannten; wir werden also die Jahresperiode des Wachsthums auch nur als einen Ausfluss jenes Gesetzes aufzufassen haben. Es ist auch an jenem Orte bereits davon die Rede gewesen, dass man die winterliche Ruhepause des Wachsens nicht aufzuheben, allerdings aber durch geeignete äußere Mittel abzukürzen im Stande ist.

§ 49. III. Beeinflussung des Wachsens durch äußere Factoren. Ganz allgemein wird das Wachsen der Pflanzen durch eine Reihe äußerer Kräfte physikalischer und chemischer Natur beeinflusst; wir sehen sowohl die Wachsthumsgeschwindigkeit als auch die Wachsthumsgröße in bestimmter Gesetzmäßigkeit sich ändern mit der Veränderung gewisser äußerer Verhältnisse. Um diese Abhängigkeiten genauer zu erforschen, muss jeder dieser Factoren in seinem Einflusse auf das Wachsen für sich allein studirt werden. Hierbei müssen also alle übrigen äußeren Verhältnisse, soweit sie von Einfluss auf das Wachsen sind, unverändert bleiben, und nur derjenige Factor, dessen Einfluss geprüft werden soll, wird in genau messbarem, jeweils ungleichem Grade auf die Pflanze wirken gelassen. Im Allgemeinen tritt die Wirkung auf das Wachsen nicht sofort ein, sondern erst, wenn der veränderte Einfluss einige Zeit auf die Pflanze eingewirkt hat, und ebenso besteht eine gewisse Nachwirkung, nachdem der betreffende Einfluss bereits erloschen ist. Die Veränderungen, welche das Wachsthum durch äußere Factoren erleidet, charakterisiren sich meistens als abnorme pathologische Erscheinungen, und zwar in um so höherem Grade, je mehr der betreffende Factor von seiner gewöhnlichen Norm abweicht; die Pflanzen nehmen unter solchen Einflüssen mehr und

mehr eine Missgestalt an. Wir betrachten in Folgendem die verschiedenen äußeren Verhältnisse, von denen das Wachsthum abhängig ist, im Einzelnen.

1. **Einfluss des Sauerstoffes.** Wie so viele andere Lebenserscheinungen ist auch das Wachsen an das Vorhandensein von freiem Sauerstoff gebunden; es wird also ein Theil der zum Wachsen nöthigen Kraft durch die Athmung gewonnen, und dies deutet hin auf die Betheiligung des lebenden Protoplasmas am Wachsthumsprocesse. Dass mit Abschluss der Luft die Samen nicht keimen, war schon den älteren Naturforschern bekannt. Nachdem die chemische Zusammensetzung der Luft erkannt war, haben zahlreiche Untersuchungen gelehrt, dass alles Wachsen aufhört, sowohl wenn ein luftleerer Raum hergestellt, als auch wenn der Sauerstoff durch ein indifferentes Gas verdrängt ist. Eine scheinbare Ausnahme machen nur diejenigen Pilze, welche energisch Gährung zu erregen vermögen; diese können auch ohne freien Sauerstoff wachsen und sich vermehren, weil sie den für sie nöthigen Sauerstoff den organischen Verbindungen entreißen, welche durch sie in Gährung versetzt werden, worüber Näheres bei der Athmung mitgetheilt werden wird. Umgekehrt wirkt auch reines Sauerstoffgas störend auf die Pflanze, während in derjenigen Mischung, in welcher dieses Gas in der atmosphärischen Luft enthalten ist, normales Wachsthum stattfindet. Nach BERT erfolgt keine Keimung der Samen mehr, wenn der Luftdruck auf 4 cm erniedrigt wird. Auch in reinem Sauerstoffgas findet normales Wachsthum statt, wenn dasselbe soweit verdünnt wird, dass es unter demjenigen Drucke steht, welcher dem Partiärdruck dieses Gases in der atmosphärischen Luft entspricht. Darum wird auch im Allgemeinen sowohl mit vermindertem, wie mit vermehrtem Luftdrucke der Atmosphäre das Wachsen verlangsamt, und es ist dabei nur der Partiärdruck des Sauerstoffes das Wirksame. WIELER, der diese Abhängigkeit genauer untersuchte, hat aber gefunden, dass die Wachsthumsintensität mit der Verminderung der Partiärpressung des Sauerstoffes zunächst zunimmt, z. B. bei Vicia Faba bei 5 bis 6 Volumprocenten Sauerstoff ein Optimum erreicht und erst bei weiterer Verdünnung auf den Nullpunkt sinkt. Ebenso scheint bei Steigerung der Partiärpressung zunächst ein zweites Optimum erreicht zu werden, und dann erst Hemmung des Wachsens einzutreten; denn Helianthus annuus zeigte bei 95 bis 96 Volumprocenten Sauerstoff größere Wachsthumsintensität, als in gewöhnlicher Luft.

2. **Einfluss der Temperatur.** Jede Pflanze erfordert zu ihrem Wachsthum eine gewisse Temperatur; ist dieselbe nicht gegeben, so lässt sich kein Samen zum Keimen, keine Knospe zum Treiben bringen, und stand die Pflanze schon im Wachsthum, so kommt das letztere zum Stillstand, auch wenn alle übrigen Bedingungen dem Wachsen günstig sein sollten. Am besten eignen sich zu genaueren Versuchen hierüber keimende Samen; an dem Eintreten oder Nichteintreten der Keimung und an den messbaren Verlängerungen, welche an den Keimwurzeln oder Keimstengeln während gleicher Zeiten eintreten, lässt sich der Einfluss der Temperatur auf das Wachsen feststellen, wenn man die Gefäße, in denen

die Samen sich befinden, in verschiedenen aber constanten Temperaturen erhält. Dabei zeigt sich nun, dass, wenn die Temperatur bis zu einem gewissen Grade erniedrigt ist, Keimung und Wachsthum unterbleiben, dass diese also erst bei höherer Temperatur möglich sind; aber auch dann, wenn eine gewisse zu hohe Erwärmung erreicht ist, stehen Keimung und Wachsthum still. In diesen beiden Temperaturgraden haben wir die sogenannte untere und obere Temperaturgrenze der Keimung und des Wachsthums gefunden. Es sind dies, wie aus den unten angegebenen Graden ersichtlich ist, keineswegs solche Temperaturen, welche für die Pflanze tödtlich sind. Die letztere bleibt also jenseits dieser beiden Temperaturgrenzen, wenn dieselben nicht bedeutend überschritten werden, am Leben, aber sie ist am Wachsen behindert; letzteres beginnt aber wieder, sobald die Temperatur zwischen jene Grenzen zurückkehrt. Aber auch die verschiedenen Temperaturgrade, welche zwischen den beiden Grenzwerthen liegen, beeinflussen, wenn sie constant auf die Pflanze einwirken, das Wachsthum hinsichtlich seiner Geschwindigkeit. Dies spricht sich allgemein in dem Gesetze aus: es giebt einen bestimmten Temperaturgrad, das sogenannte Optimum, bei welchem das Wachsen mit größter Geschwindigkeit erfolgt, je mehr von diesem Punkte ausgehend die Temperatur nach unten oder nach oben sich entfernt, desto langsamer erfolgt das Wachsen, um endlich ganz stillzustehen, wenn die obere oder untere Temperaturgrenze erreicht ist. Von der allgemeinen Herrschaft dieses Gesetzes überzeugt uns schon die oberflächliche Betrachtung der Natur; im Frühling sehen wir, solange als kühle Witterung herrscht, das Wachsen nur träge oder kaum merkbar vorwärtsschreiten, einige wenige warme Tage verändern das Aussehen der Vegetation auffallend, indem die jungen Triebe und Blätter sich rasch vergrößern. Hiermit hängt auch die Erscheinung zusammen, dass im Frühling die aufblühenden Kätzchen der Weiden und die sich öffnenden Knospen von Magnolia bei freistehenden Pflanzen eine genau nach Norden gerichtete Krümmung zeigen, weil an der Mittagsseite die Erwärmung durch die Sonnenstrahlen das Wachsen dieser Organe beschleunigt. Die drei Cardinalpunkte der Wachsthumstemperatur sind schon älteren Pflanzenphysiologen zur Erkenntniss gekommen, namentlich aber durch die exacten Versuche, welche wir Sachs, de Candolle, Koeppen, de Vries und F. Haberlandt verdanken, denen die nachfolgenden Zahlen entlehnt sind.

Hierbei tritt uns aber noch eine andere wichtige Thatsache entgegen: bei den einzelnen Pflanzenarten liegen diese Cardinalpunkte keineswegs bei gleichen Thermometergraden, sondern eine jede verhält sich hierin eigenthümlich; diese Werthe lassen sich also nicht generell für alle Pflanzen angeben, sondern müssen für jede einzelne Species festgestellt werden. Die Lagenverschiedenheiten dieser Cardinalpunkte sind zum Theil sehr bedeutend, und es ist dabei eine gewisse Beziehung zu der Heimath der Pflanze unverkennbar, indem die aus wärmeren Ländern stammenden Pflanzen ein höheres Wärmebedürfniss für ihr Wachsthum haben, als die bei uns eigentlich einheimischen.

	Untere Temperaturgrenze ° C.	Optimum ° C.	Obere Temperaturgrenze ° C.
Sinapis alba	0,0	27,4	über 37,2
Lepidium sativum	1,8	27,4	unter 37,2
Hordeum vulgare	5,0	28,7	37,7
Triticum vulgare	5,0	28,7	42,5
Zea mais	9,5	33,7	46,2
Phaseolus multiflorus	9,5	33,7	46,2
Cucurbita pepo	13,7	33,7	46,2
Cucumis sativus.	18,5	33	über 44.

Eine Vorstellung davon, wie mit der Temperaturerhöhung bis zum Optimum die Wachsthumsgeschwindigkeit ansteigt und dann wieder sinkt, geben nachstehende von Sachs herrührende Zahlen, welche die Wachsthumsgeschwindigkeit in Millimetern ausdrücken, welche an Maiswurzeln in 24 Stunden bei verschiedenen constanten Temperaturen gemessen worden sind.

Temperatur	Wurzellänge
17,1° C.	1,3 mm
26,2° „	24,5 „
33,2° „	39,0 „
34° „	55,0 „
38,2° „	25,2 „
42,5° „	5,9 „

Es ist hierzu noch zu bemerken, dass die unteren Temperaturgrenzen wenigstens für die ersten vier genannten Pflanzen, denen sich hierin wahrscheinlich die meisten der bei uns einheimischen anschließen, in Wahrheit noch etwas niedriger liegen dürften, als bei den in jenen Versuchen ermittelten Temperaturgraden. Es ist solches namentlich aus Versuchen Uloth's zu schließen, bei denen Samen von Gramineen und Cruciferen mitten im Eis oder in mit Eis umgebenen Kisten in Eiskellern nach längerer Zeit keimten, desgleichen aus ähnlichen Versuchen Kirchner's, wo an Sinapis, Secale und Triticum noch zwischen 0 und + 1° Streckung stattfand, sowie aus den Beobachtungen Kerner's, dass Samen von Alpenpflanzen bei dauernd ungefähr + 2° C. zur Keimung kamen. Auch ist bekannt, dass Soldanella und andere Alpenpflanzen mit ihren Blüthenschäften durch die Schneedecke hindurchbrechen.

Auch bei niederen Organismen zeigen die Cardinalpunkte der Wachsthumstemperatur specifische Unterschiede. Hoffmann hat bei verschiedenen Pilzsporen noch bei Temperaturen wenig über Null Keimung beobachtet. Für Hefe scheint die untere Temperaturgrenze auch nahe bei Null zu liegen, die obere gegen 38° C., das Optimum zwischen 28 und 34° C. Nach Eidam liegt für Bacterium termo die untere Grenze bei 5—5½° C., die obere unter 40° C., das Optimum bei 30—35° C.,

während Cohn an Bacillen noch zwischen 17—50° C. Vermehrung beobachtete. Von den in den nordischen Meeren lebenden Algen ist constatirt worden, dass sie noch bei Temperaturen des Wassers zwischen 0 und — 1,8° C. wachsen können.

Die Temperatur beeinflusst aber nicht bloß die Geschwindigkeit des Wachsens, sondern auch die Wachsthumsgröße in dem oben definirten Sinne. Man hat gewöhnlich, indem man nur die Geschwindigkeit des Wachsens bei verschiedenen Temperaturen zu bestimmen sucht, diesen höchst charakteristischen Einfluss mehr oder weniger übersehen. Und doch zeigt uns erst die Beachtung desselben, dass es ein Irrthum wäre, den als das Optimum der Wachsthumsgeschwindigkeit erkannten Temperaturgrad für den dem Wachsthumsprocess der Pflanze überhaupt günstigsten zu halten. Das durch Temperatur am meisten beschleunigte Wachsthum giebt der Pflanze krankhafte Gestalten. Wir können nämlich aus den Formen, welche die erwachsenen Pflanzentheile unter im Uebrigen günstigen Umständen angenommen haben, einen ungefähren Rückschluss auf die Temperatur machen, bei welcher sie gewachsen sind. Jene die Wachsthumsgeschwindigkeit am meisten steigernden Temperaturen bringen an den in die Länge wachsenden Organen eine Ueberverlängerung unter Beeinträchtigung des Dicken- und Breitenwachsthums hervor. Während z. B. Getreidepflanzen bei constanter Temperatur von + 10° C. zwar langsam wachsen, aber normal starke Wurzeln, mäßig lange und dicke kräftige Halme und breite Blätter bekommen, werden bei Temperaturen in der Nähe des Optimums die Wurzeln immer feiner, die Halme zwar sehr lang, aber auffallend dünn und schwächlich, die Blätter relativ lang und schmal; die ganze Pflanze bietet ein krankhaftes Bild. Diese nämlichen Symptome der veränderten Wachsthumsgrößen der einzelnen Organe werden nun auch durch andere äußere Beeinflussungen des Wachsens hervorgerufen, wenn dieselben einen gewissen abnormen Grad erreichen; ganz besonders ist diese krankhafte Veränderung der Wachsthumsgröße durch die Dunkelheit bekannt und hier mit dem Ausdruck Etiolement seit langem belegt worden. Man könnte daher die letztere Bezeichnung auch erweitern und neben einem Photoetiolement auch von einem Thermoëtiolement reden.

Eine sehr auffallende Beziehung zum Erfolg des Wachsens hat die Höhe über der Meeresoberfläche, die wir an dieser Stelle erwähnen wollen, da sie hauptsächlich mit der geringeren Dauer der dem Wachsen günstigen Temperatur, oder mit anderen Worten mit der Kürze des Sommers in den höheren Gebirgslagen zusammenzuhängen scheint, wiewohl hier noch andere Momente, wie größere Luftverdünnung, stärkere Lichtwirkung, heftigere Luftbewegungen, gegeben sind, die ihrerseits wohl auch von Einfluss sind, und deren Antheil an den hier zu erwähnenden Erscheinungen noch nicht genügend erforscht ist. Es ist besonders an den Holzpflanzen eine allgemeine Regel, dass mit zunehmender Gebirgshöhe die Jahresringe ihres Holzkörpers immer schmaler werden, also die Cambiumschicht in jedem Sommer ein immer geringeres Dickenwachsthum erzielt, dass ferner die Jahrestriebe immer kürzer und die Blätter immer kleiner sind, je höher wir im Gebirge aufsteigen. Höchst auffallend ist dies besonders an den Trieben und Nadeln der am weitesten unter allen Bäumen emporsteigenden Fichte zu sehen, aber auch an den

Buchenblättern, die auf jede 100 m Erhebung um je 0,1 qm der durchschnittlichen Oberfläche von 1000 Blättern an Größe abnehmen. Umgekehrt erreichen die Blumenkronen auf hohen Gebirgen eine bedeutendere Größe. Es liegen also hier keine einfachen und in ihren ursächlichen Beziehungen noch nicht leicht übersehbare Verhältnisse vor. Man vergleiche übrigens das über den Einfluss von Erschütterungen durch Luftbewegungen Gesagte (S. 401).

3. Einfluss des Lichtes. Während die Abhängigkeit des Wachsthums von der Temperatur in der Hauptsache eine ganz gleichartige bei allen Pflanzen ist, so dass wir hier ein allgemeines Gesetz erkennen können, verhält es sich beim Einfluss des Lichtes auf das Wachsen ganz anders. Die Anerkennung dieser Wahrheit ist vor allem nöthig, um hier zu naturgemäßen Anschauungen zu gelangen. Eine Reihe der größten Irrthümer ist aus der vorgefassten Absicht entsprungen, in der Beeinflussung des Wachsens durch die Lichtstrahlen allgemein gültige Naturgesetze im ganzen Pflanzenreiche finden zu wollen. Solche giebt es nicht, sondern das Licht wirkt auf das Wachsen der verschiedenen Pflanzentheile in der verschiedensten, oft in entgegengesetzter, jedoch bei jedem in constanter, für ihn charakteristischer Weise.

Das zeigt sich schon in der Thatsache, dass es einige Pflanzentheile giebt, für deren Wachsen das Licht eine nothwendige Bedingung ist, welche also im Dunkeln nicht wachsen. Seit BORODIN weiß man, dass die Sporen vieler Farne, diejenigen von Polytrichum commune und die Brutknospen von Marchantia, und nach LEITGEB die Sporen von Lebermoosen, wie Duvallia und Preissia im Dunkeln nicht keimen. Unter den Phanerogamen sind nach WIESNER nur die Samen von Viscum in ihrer Keimung an die Gegenwart von Licht gebunden. Da die genannten Sporen außer Chlorophyll auch Reservenährstoffe, also Baumaterial für das Wachsthum enthalten, so kann die Ursache des Nichtwachsens im Dunkeln nicht in dem Unterbleiben der Kohlensäure-Assimilation gesucht werden. Welcher Zusammenhang zwischen Wachsthum und Licht aber hier besteht, ist noch unaufgeklärt; doch dürfte die Erscheinung am nächsten zu vergleichen sein mit dem unten erwähnten hemmenden Einfluss, den die Dunkelheit auf das Flächenwachsthum anderer chlorophyllbildender Pflanzentheile, insbesondere der Laubblätter, ausübt.

Diesen Fällen stehen nun andererseits diejenigen gegenüber, wo das Wachsen vom Lichte ganz unabhängig ist, d. h. wo es im Dunkeln wie im Hellen ohne bemerkbare Unterschiede vor sich geht. Hierher gehört das erste bei der Keimung der Samen der meisten Pflanzen und der Sporen der Pilze eintretende Wachsthum. Viele Beobachter haben der Dunkelheit, andere umgekehrt dem Lichte einen förderlichen Einfluss auf die Keimung der Samen zugeschrieben; doch mögen dabei in den meisten Fällen andere Factoren mitgewirkt haben. Nach den genaueren Untersuchungen NOBBE's und ADRIANOWSKY's bleibt sich bei den meisten Samen das Keimungsprocent im Dunkeln wie im Lichte ziemlich gleich; allerdings tritt die Keimung im Dunkeln schneller ein; so war nach letzterem am ersten Tage das Verhältniss der gekeimten Samen von Licht und Dunkel bei Cannabis 9 : 12, bei Brassica napus 17 : 62, bei Agrostis stolonifera 5 : 51.

bei Avena 9 : 42. Diese Erscheinungen würden also bereits zu der Beförderung des Längenwachsthums durch Dunkelheit gehören, welches wir sogleich an vielen Pflanzentheilen kennen lernen werden. Ferner dürften im Allgemeinen diejenigen Pflanzentheile, welche in ihrem natürlichen Vorkommen auf dunkle Orte angewiesen sind, wie namentlich die unterirdischen Organe, von Licht oder Dunkelheit in ihrem Wachsthum wenig oder gar nicht beeinflusst werden. Für Wurzeln haben die meisten Beobachter keinen bestimmten Unterschied in der Verlängerung im Dunkeln oder Hellen constatiren können; doch liegen auch andererseits sorgfältige Beobachtungen vor, nach denen Wurzeln, ähnlich wie es bei Stengeln meist Regel ist, im Dunkeln sich stärker verlängern, als im diffusen Lichte; z. B. sah STREHL die Wurzeln von Lupinus albus in 20 Tagen im Dunkeln um 192,7, im Lichte um 161,8 mm sich verlängern, und FR. DARWIN fand den mittleren Zuwachs der Wurzeln von Sinapis alba im Dunkeln 6,26, im Lichte 3,82 mm. Zu ähnlichen Resultaten gelangte auch DEVAUX mit Zea und Sagittaria. Auf das Wachsthum der Blüthentheile ist Licht oder Dunkelheit ohne Einfluss; SACHS hat dies von den Blüthen von Tropaeolum majus, Cheiranthus cheiri, Phaseolus multiflorus, Ipomoea purpurea, Nicotiana rustica nachgewiesen, und man kann es leicht an beliebigen anderen Pflanzen bestätigen, wenn man die Laubblätter am Lichte lässt und nur die noch ganz jungen Blüthen oder Blüthenstände durch Einführen in einen dunklen Kasten dem Einflusse des Lichtes entzieht; die Blüthen wachsen dann in allen ihren Theilen zur normalen Gestalt heran, meist auch unter Entwickelung ihrer natürlichen Farben. Später fand jedoch SACHS, dass auf die Blüthenentwickelung von Tropaeolum das Licht insofern von Einfluss ist, als beim alleinigen Fehlen der ultravioletten Strahlen in einem durch eine Lösung von schwefelsaurem Chinin gegangenem Lichte die Blüthenknospen nicht zur Ausbildung gelangen. Nach SACHS' Hypothese soll dies darauf beruhen, dass in den Blättern besondere blüthenbildende Stoffe erzeugt werden, deren Production als die Wirkung dieses Theiles des Spectrums aufzufassen sei. Auch Früchte sah SACHS in einigen Fällen bei Ausschluss von Licht normal sich entwickeln. Jedenfalls sind auch viele Pilze, namentlich niedere, in ihrem Wachsthum vom Lichte unabhängig.

Bei einer dritten Kategorie von Pflanzentheilen besteht folgende Beziehung des Wachsthums zum Lichte. Auch sie wachsen zwar sowohl im Hellen, wie in der Dunkelheit, aber das Wachsthum wird durch Entziehung des Lichtes in einer analogen Weise beeinflusst, wie durch Temperatursteigerung. Es wird dadurch nämlich sowohl die Wachsthumsgröße, wie die Wachsthumsgeschwindigkeit geändert. Hierher gehören die meisten derjenigen vegetativen Organe, welche unter natürlichen Verhältnissen am freien Lichte wachsen, also die Stengel und die grünen Blätter. Um die höchst auffallenden Gestaltsveränderungen kennen zu lernen, welche diese Organe in Folge der Aenderung ihrer Wachsthumsgröße bei Abnahme der Helligkeit annehmen, bringen wir Pflanzen in constante Dunkelheit, jedoch unter sonst gleichbleibenden normalen

Verhältnissen, so dass der ganze Wachsthumsprocess bei dauerndem Ausschluss von Licht verlaufen muss. Man lässt also Samen oder Knollen, Zwiebeln u. dergl. in einem dunklen Raume auskeimen, oder die Knospen von Holzpflanzen in dunklen Umhüllungen austreiben. Vergleicht man dann die so gewachsenen Triebe und Blätter mit den gleichnamigen, aber am Lichte unter sonst gleichen Umständen gewachsenen Organen, so ergeben sich folgende allgemein zutreffende Veränderungen in der Wachsthumsgröße. Diejenigen Organe, welche von Natur durch vorherrschendes Wachsthum in die Länge charakterisirt sind, wie die sich streckenden Stengelinternodien, die Blattstiele und die langen, linealisch gestalteten Blätter der meisten Monocotylen, erleiden ein gefördertes Längenwachsthum, aber kein entsprechend gesteigertes, vielmehr in der Regel ein vermindertes Breitenwachsthum. Die betreffenden Stengel und Blattstiele erscheinen also überverlängert, oft um das Doppelte und mehr ihrer normalen Länge, und dabei relativ oder sogar absolut dünner als sonst, die genannten Blätter ebenfalls vorwiegend in die Länge gestreckt und dabei überaus schmal, oft zusammengerollt bleibend, wie in der Knospenlage, also nicht in die Fläche sich entwickelnd. Bei den Laubblättern der Dicotylen, welche nicht vorherrschend in die Länge, sondern mehr gleichmäßig in die Fläche wachsen, tritt im Dunkeln gar keine Förderung, sondern vielmehr eine äußerste Beschränkung des Wachsens ein: sie bleiben überaus klein, vollziehen auch ihre Ausbreitung in eine Fläche nicht und kommen oft nur wenig über den Knospenzustand hinaus, was am auffallendsten bei solchen Blättern ist, die am Lichte einen mächtigen Umfang anzunehmen pflegen. Aus diesen Merkmalen setzt sich das allbekannte charakteristische Aussehen der Pflanzen zusammen, welche in constanter Dunkelheit erwachsen sind; man nennt diese Erscheinung E t i o l e m e n t, V e r g e i l e n oder V e r s p i l l e r n. Es ist im Wesentlichen dieselbe Veränderung des Wachsens, wie sie auch durch das Optimum der Wachsthumstemperatur bedingt wird, und wir können daher den hier vorliegenden Specialfall als P h o t o ë t i o l e m e n t bezeichnen. Die in vollständiger Dunkelheit erzielten Aenderungen stellen das Maximum des in Rede stehenden Einflusses dar; denn die Dunkelheit ist der höchste Grad der Helligkeitsabnahme. Darum sehen wir auch, dass das Wachsen der genannten Organe nur in einem Lichte von bestimmter Helligkeit zu normaler Gestaltung führt, und dass mit der Abnahme der Helligkeit des Ortes, an welchem die Pflanze erwachsen ist, jene soeben beschriebenen Aenderungen des Wachsens in entsprechendem Grade hervortreten, so dass sich alle Uebergänge in dem gestaltlichen Aussehen der Pflanzen erzielen lassen zwischen der Licht- und der Dunkelpflanze, wenn man dieselben in verschiedenen Lichtintensitäten wachsen lässt. Der einzige besondere Unterschied, der beim Wachsen in völliger Dunkelheit hinzutritt, ist das Unterbleiben der Chlorophyllbildung, so dass die Dunkelpflanzen auch noch durch bleiche oder gelbe Farbe auffallen; es ist dies jedoch eine besondere Wirkung, die mit den Wachsthumsprocessen nichts zu thun hat. Derjenige Helligkeitsgrad, welcher zur Erlangung der

normalen Wachsthumsgröße erforderlich ist. ist je nach Pflanzenarten ein verschiedener. Bei den Schattenpflanzen genügt hierzu schon das diffuse Licht. wie es an den natürlichen Standorten dieser Pflanzen gegeben ist. viele andere Pflanzen sind lichtbedürftiger. sie zeigen bei einer derartigen Helligkeit schon deutliche Symptome des Etiolement. wie man an den meisten landwirthschaftlichen und ähnlichen Culturpflanzen beobachtet. wenn sie an ungenügend hellen Orten. z. B. im Baumschatten. oder in Zimmern. wachsen. Man kann also die Abhängigkeit des Wachsens dieser Organe auch so ausdrücken. dass zunehmende Helligkeit das Längenwachsthum der sich streckenden Internodien. Blattstiele und Blätter retardirt. dagegen das Flächenwachsthum der Blattspreiten befördert. Dass ungewöhnlich steigende Intensität der Beleuchtung. wie man sie durch künstliche Concentration des Sonnenlichtes erzielen kann. und wie sie für Schattenpflanzen wohl schon gewöhnliches grelles Sonnenlicht bietet, das Wachsen verlangsamt und ganz zum Stillstand bringt, ist dagegen wohl schon eine Folge der schädlichen und tödtlichen Wirkung solchen Lichtes auf die Pflanzenzellen (S. 248). — Auch unter den chlorophyllhaltigen Kryptogamen finden wir die analogen Beziehungen des Wachsthums zur Beleuchtung; insbesondere an dem beblätterten Moosstengel und selbst an dem sogenannten Laub der frondosen Lebermoose. welches im Dunkeln zwar in die Länge wächst. aber sehr schmal bleibt. Selbst unter den Pilzen. die zwar in ihrer Mehrzahl zu den vom Lichte in ihrem Wachsthum unabhängigen Pflanzen gehören. kommen einige Fälle analogen Verhaltens vor; so bei den Sporangienträgern von Pilobolus und Phycomyces und bei den Hutstielen von Coprinus stercorarius und wohl auch mancher anderen Hutpilze. welche im Dunkeln Ueberverlängerung zeigen. unter schwacher oder ganz unterbleibender Bildung der Sporangien. beziehendlich der Hüte.

Auf die exacteste Weise lassen sich die Einflüsse des Photoëtiolements natürlicherweise nur dann feststellen. wenn man die Pflanzen in den verschiedenen Lichtintensitäten constant erhalten kann. d. h. wenn man die Versuche entweder mit künstlichen Beleuchtungen oder in denjenigen Gegenden anstellt. wo längere Zeit beständiger Tag ist. Indessen sind auch solche Versuche. wo die tägliche Beleuchtung durch die Nacht unterbrochen ist. brauchbar und vergleichbar. da ja in jedem der Vergleichsversuche die gleiche nächtliche Dauer vorhanden ist. Es ist aber gewiss. dass bei den des Photoëtiolements fähigen Pflanzentheilen schon eine wenigstündige nächtliche Verdunkelung einen Einfluss auf das Wachsen äußert. der sich in einer größeren Wachsthumsgeschwindigkeit der in Längsstreckung begriffenen Theile bei Nacht äußert. eine Erscheinung. die man als die T a g e s p e r i o d e d e s W a c h s t h u m s bezeichnet. Wenn man von wachsenden Stengeln oder Blättern. welche dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt sind. mittelst des Registrirapparates in ein- oder zweistündigen Intervallen die Längenzunahmen aufschreiben lässt. so erhält man Curven von der Art, wie in unserer Fig. 198. Diese Curven haben zwar bei den verschiedenen Pflanzen nicht gleiche Form.

sehen aber meist ungefähr so aus, wie die hier von Cannabis und Secale dargestellten, d. h. am Tage wird die Wachsthumsgeschwindigkeit von Stunde zu Stunde geringer und das Minimum tritt gegen Abend ein, während in der Nacht die Geschwindigkeit steigt bis zu einem Maximum,

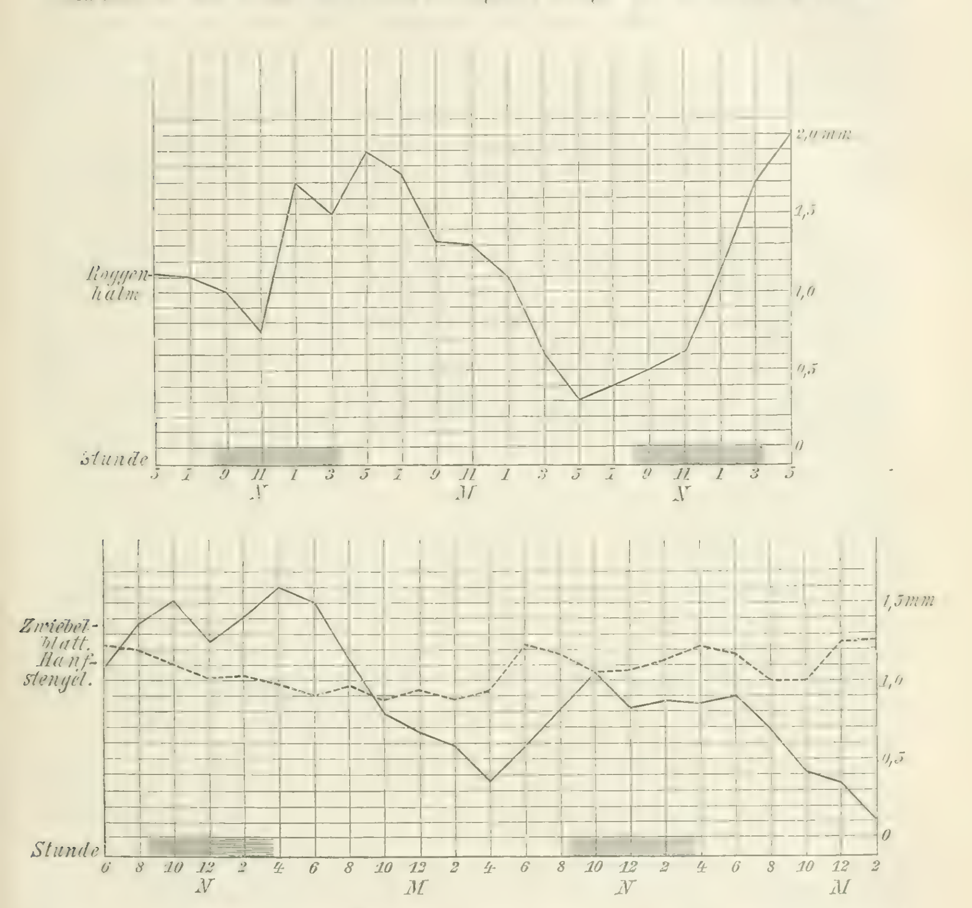


Fig. 198. Die tägliche Periode des Wachsens in Curven dargestellt. Auf der Abscissenaxe sind die Tagesstunden in zweistündigen Zwischenräumen angegeben; auf den zugehörigen Ordinaten sind die Zuwachse, welche zu den entsprechenden Zeiten binnen je 2 Stunden erzielt sind, aufgetragen. Diese sind direct übertragen von dem berußten Papier, auf welchem die Pflanze am Registrirapparate aller 2 Stunden die Zuwachse registrirt hatte, und zwar sind sie zur Verdeutlichung in doppelter Länge aufgetragen. Der Registrirapparat selbst gab das Wachsthum in 10facher Vergrößerung wieder, so dass also in vorstehender Figur die factischen Zuwachse 20 Mal vergrößert erscheinen und die rechts stehenden Zahlen in Millimetern die absoluten Größen der zweistündigen Zuwachse angeben. Auf der Abscissenaxe ist die Nacht durch Schwarz wiedergegeben. Die Versuche wurden Mitte Juni gemacht; das Maximum- und Minimum-Thermometer ergab während der Zeit des Versuches in dem Zimmer, wo der Apparat stand, eine Temperaturschwankung von 18—22° C.

welches meist in die ersten Morgenstunden fällt. Man muss derartige Versuche in einem möglichst gut durch Tageslicht erhellten Zimmer anstellen, in welchem die Temperatur keinen oder nur unbedeutenden täglichen Schwankungen unterliegt. Denn auch in diesem Falle kommt die

Tagesperiode des Wachsthums zu Stande, und dies beweist uns, dass dieselbe nicht die Folge der täglichen Temperaturschwankungen, sondern nur diejenige des Beleuchtungswechsels sein kann. Als solche ist sie aber auch aus dem, was wir über die Beeinflussung des Wachsens der in Rede stehenden Pflanzentheile durch Licht und Dunkelheit wissen, erklärlich: da das Licht eine Verlangsamung des Wachsens bedingt, so werden sich diese retardirenden Wirkungen im Laufe des Tages mehr und mehr geltend machen und sich summiren, d. h. die stündlichen Zuwachse müssen bis zum Abend immer kleiner werden; bei Einbruch der Nacht verschwindet natürlich die hemmende Wirkung des Lichtes nicht momentan, das Wachsthum beschleunigt sich durch den Einfluss der Dunkelheit allmählich und erreicht ein Maximum bis zu dem Zeitpunkte, wo die steigende Lichtintensität wieder von Neuem ihre retardirende Wirkung geltend macht. Für manche Pflanzen ist die Dauer einer Juninacht zu kurz, um die nächtliche Beschleunigung auszulösen, wie z. B. in unserer Fig. 198 Allium cepa zeigt, dessen Wachsthumscurve ich sehr oft und immer mit dem Erfolge aufgenommen habe, dass kein klar ausgesprochenes tägliches Maximum und Minimum hervortritt. Der Satz, dass die Pflanzen Nachts rascher wachsen als am Tage, darf daher, auch abgesehen von der Verlangsamung, welche die nächtliche niedere Temperatur im Freien hervorbringen kann, nicht als allgemeingültig hingestellt werden. Indessen zeigen sich an solchen Wachsthumscurven auch Erscheinungen, die nicht so einfach aus dem bloßen täglichen Beleuchtungswechsel erklärbar sind. Vor Allem ist hier die von Baranetzky festgestellte Thatsache zu erwähnen, dass beim Versetzen der Pflanzen in constante Dunkelheit die tägliche Periode des Wachsthums fortdauert, oft viele Tage lang, wobei höchstens die Lage der Maxima und Minima gewisse Verschiebungen zeigt. Auch die sehr auffallende Erscheinung, die sich auch in unseren hier dargestellten Curven bemerklich macht, dass schon am hellen Spätnachmittage die nächtliche Steigerung ihren Anfang nimmt, würde hier zu erwähnen sein. Es ist nun freilich naheliegend, mit Baranetzky hierin Nachwirkungen der täglichen Periodicität zu sehen. Allein gewisse Beobachtungen, welche dieser nämliche Forscher an Pflanzen machte, welche von Anfang an in constanter Dunkelheit wuchsen, lassen sich hiermit nicht ganz in Einklang bringen. Wiewohl bei manchen Pflanzen unter solchen Umständen in der That keine tägliche Wachsthumsperiode zu erkennen war, trat eine solche doch an Sprossen, die sich aus Knollen von Brassica rapa von vornherein im Finstern entwickelt hatten, mit großer Schärfe hervor. Um dies zu erklären, nimmt Sachs an, dass in den wachsenden Theilen ganz unabhängig von Temperatur- und Lichtschwankungen gewisse autonome periodische Aenderungen stattfinden, welche sehr verschieden lange Dauer haben, die aber, wenn die Pflanze dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht unterliegt, durch den stärkeren Factor, den der letztere vorstellt, in ein bestimmtes tägliches Zeitmaß mit hineingezogen werden.

An den beschriebenen Wirkungen des Lichtes auf das Wachsthum

sind die stärker brechbaren blauen und violetten Strahlen hauptsächlich betheiligt. Nach den von SACHS, G. KRAUS, BREFELD und VINES angestellten Versuchen erfolgt das Wachsen in dem durch eine Lösung von Kupferoxydammoniak gegangenen blauen Lichte ähnlich wie im Tageslichte, während unter dem Einflusse der schwächer brechbaren Strahlen, nämlich in dem gelben bis ultrarothen Lichte, welches durch eine Kalibichromatlösung gegangen ist, das Wachsthum ähnlich wie im Dunkeln oder wenigstens in sehr schwachem Tageslicht verläuft. Unter den Kryptogamen ist eine gleichsinnige Beeinflussung z. B. an den Stielen von Coprinus stercorarius beobachtet worden, während man in anderen Fällen ein abweichendes Verhalten gefunden hat.

Die Erklärung des Etiolements darf nicht gesucht werden in einem Mangel der zum Wachsen nöthigen Nährstoffe. An eine solche Erklärung könnte man ja denken, weil in der Dunkelheit die Blätter kein Chlorophyll bilden und keine Kohlensäure zu organischen Kohlenstoffverbindungen assimiliren; doch wird sie auf das Bestimmteste dadurch widerlegt, dass auch aus Organen, welche reich an solchem plastischen Material sind, wie es zum Wachsen gebraucht wird, die Stengel und Blätter im Dunkeln völlig etiolirt zu Vorschein kommen, wie es an keimenden Samen, Kartoffelknollen etc. zu sehen ist. Auch brauchen die Blätter, um normal zu wachsen, nicht dasjenige Stärkemehl, welches sie selbst erst im Lichte aus Kohlensäure bilden, denn GODLEWSKI und VINES haben constatirt, dass sie im Lichte auch in kohlensäurefreier Luft ihre volle normale Größe erreichen. Auch ist die Wirkung des Lichtmangels auf das Wachsthum eine streng lokale: wenn man an einer Pflanze nur ein einzelnes Blatt oder selbst nur einen bestimmten Theil des Blattes dunkel hält durch entsprechende Umhüllung oder Bedeckung mit einem lichtdichten Stoffe, so zeigt nur der verdunkelte Theil die charakteristischen Wachsthumserscheinungen des Etiolements, während alle belichteten Theile normal wachsen. Trotz alledem hat SACHS in seiner letzten Darstellung dieses Gegenstandes das Fehlen geeigneter, das Wachsthum vermittelnder Stoffe als die Ursache des Etiolements angesprochen. Er schloss dies namentlich aus Versuchen, bei denen ein und derselbe Stengel einer Kürbispflanze ein Stück weit durch einen dunklen Kasten wachsen gelassen wurde, aber das älteste Stück desselben mit seinen Blättern und ebenso wieder der obere Theil am Lichte sich entwickelten. Dass in dem dunkeln Kasten normale Blüthen und eine normale Frucht sich bildeten, interessirt uns hier nicht; wir kennen aus dem Obigen die Unabhängigkeit des Blüthen- und Fruchtwachsthums von Beleuchtungsverhältnissen. Nach SACHS' Auffassung sollen nun aber hier auch die Stengel und Blätter im Dunkeln, abgesehen natürlich von ihrer bleichen Farbe wegen des Unterbleibens der Chlorophyllbildung, kein Etiolement gezeigt und dies der Ernährung durch die am Lichte befindlichen Blätter der Kürbispflanze zu danken gehabt haben. Allein die SACHS'sche Abbildung dieser Pflanze lässt auf das deutlichste in dem dunklen Kasten die Ueberverlängerung und das Dünnbleiben der Stengelinternodien und Blattstiele, sowie das Kleinbleiben und die mangelhafte Flächenausbreitung der Blätter erkennen; die letzteren erreichten nach SACHS' Angabe in dem Kasten $^2/_3$ bis $^3/_4$ der normalen Flächenentwickelung. Ich und mein Schüler BUSCH haben ähnliche Versuche mit Phaseolus multiflorus angestellt. Wenn wir an einer gänzlich im Lichte wachsenden Keimpflanze nur das eine der beiden auf gleicher Höhe des Stengels stehenden Primordialblätter in noch sehr jugendlichem Zustande verdunkelten, so verblieb dasselbe in völlig etiolirtem Zustande und starb endlich ab, obgleich das Schwesterblatt und alle folgenden Blätter sich sehr kräftig und normal entwickelten. Ließen wir dagegen die ganze Pflanze im Dunkeln wachsen und brachten nur das eine der beiden auf gleicher Höhe des Stengels stehenden Primordialblätter durch eine in dem Kasten in geeigneter Weise angebrachten Oeffnung ins Freie und Lichte, so erwuchs dieses zu einer normalen Größe und Gestalt, während die ganze übrige

im Dunkeln befindliche Pflanze ausgeprägtes Etiolement zeigte. Auch bei Wiederholung des SACHS'schen Versuches erhielt ich an dem im Garten wachsenden Kürbisstengel innerhalb des Dunkelkastens in vollständigster Form etiolirte Blätter. Das Etiolement kann also nicht aus dem Fehlen der für Wachsthum nöthigen Nährstoffe erklärt werden, sondern muss auf einer mit dem Wachsthum selbst in nächster Beziehung stehenden Wirkung des Lichtes beruhen.

Den Process der Zelltheilung mit dem Etiolement in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, ist deshalb ausgeschlossen, weil, wie wir oben gesehen haben, die Zelltheilung erst die Folge des Wachsthums ist. Bei Spirogyra hat FAMINZIN beobachtet, dass die Zelltheilungen bei Nacht sich einstellen, während die Bildung der dazu nöthigen Stärke unter dem Einflusse des Lichtes am Tage geschieht; die nächtlichen Zelltheilungen sind aber vermuthlich erst Folge des beschleunigten Wachsens in der Nacht; auch schreiten sie bei künstlicher Beleuchtung dauernd fort und lassen sich durch nächtliche Abkühlung auf den Tag verlegen.

Das Verhalten der Zellen in den im Dunkeln sich überverlängernden Theilen und in denjenigen, welche hierbei im Wachsen sich behindert zeigen, ist ein wesentlich verschiedenes. In jenen, also in den etiolirten Internodien und Blattstielen sind, wie G. KRAUS gezeigt hat, die Zellen gewöhnlich länger als in den Lichtpflanzen, zugleich pflegt auch die Zellenzahl in longitudinaler Richtung vermehrt zu werden. Wir können also sagen, dass hier diejenige Phase des Wachsthums, welche wir oben als die der Streckung bezeichnet haben, befördert wird. Es ist also wegen des relativ größeren Zellenlumens begreiflich, dass solche Theile auch wasserreicher sind als die nicht etiolirten. In der Ausbildung der Zellmembranen tritt noch der Umstand hinzu, dass dieselben nur schwach sich verdicken, was besonders bei denjenigen Zellen auffallend ist, welche normal zu mechanischen Geweben bestimmt sind, weshalb diese Theile im etiolirten Zustande wenig fest und steif sind; doch ist diese mangelhafte Verdickung der Zellmembranen eine besondere Wirkung der Dunkelheit, welche mit dem Wachsen selbst nichts weiter zu thun hat, und die wir schon oben bei der Betrachtung der Festigung der Pflanze kennen gelernt haben. In einem wesentlich anderen Zustande finden wir die Zellen in den Blattflächen, wenn diese im etiolirten Zustande am Wachsen behindert sind. Das Gewebe tritt hier nicht oder nur unvollkommen aus dem embryonalen Zustande heraus, die verschiedenen Gewebeformen, die wir im fertigen Blatte unterscheiden, differenziren sich nicht vollständig, der Pflanzentheil tritt überhaupt nicht oder nur wenig in die Phase der Streckung. Kommen solche etiolirte Blätter endlich doch noch ans Licht, so können sie unter Ergrünung zu wachsen beginnen und ihre normale Gestalt und Gewebedifferenzirung erlangen. Bleiben sie aber sehr lange verdunkelt, so gehen sie immer mehr in einen krankhaften Zustand über, aus welchem sie auch durch Belichtung endlich nicht mehr zu erretten sind; sie haben nämlich jetzt das Schicksal aller dauernd functionslos bleibenden Organe, d. h. sie sterben nun unter Entleerung allmählich ab; die meisten protoplasmatischen Bestandtheile, welche in dem embryonalen Gewebe von Anfang an enthalten waren, verschwinden mehr und mehr aus den Zellen und werden in den Stengel zurückgeführt.

Fasst man die hier hervorgehobenen Charaktere der etiolirten Pflanzentheile richtig auf, so gelangt man zu einer ganz anderen Erklärung des Etiolements, als wie sie bisher versucht worden ist. Alle Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigten, gingen von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass alles pflanzliche Wachsthum auch durch die Lichtstrahlen nach einem allgemeinen einheitlichen Naturgesetze beherrscht sein müsse, und suchten die Verschiedenheiten auf secundäre Verhältnisse, die in den einzelnen Fällen wechselnd seien, zurückzuführen. Bald sollte es ein höherer Turgor, bald eine größere Beweglichkeit der Micellen des Protoplasmas, bald die größere Dehnbarkeit der wenig verdickten Zellhaut sein, welche die Ueberverlängerung im Dunkeln verursacht; andererseits sollte das Licht zur Erzeugung des zellhautbildenden Materiales nöthig sein, welches die Pflanze zum Wachsen braucht und welches ihr also für das Wachsen des Blattes im Dunkeln nicht zu Gebote stehe. Meistens hat man die Unzulänglichkeit dieser Erklärungs-

versuche empfunden und zugestanden, dass es bisher an einer Erklärung dieser Erscheinungen gefehlt hat; es wäre auch überflüssig, hier noch näher aus einander zu setzen, dass diese Hypothesen nicht im Stande sind, das direct entgegengesetzte Verhalten der sich überverlängernden und der im Wachsen behinderten etiolirenden Theile, geschweige denn auch nach das im Dunkeln nicht beeinflußte Wachsthum der nicht etiolirenden Pflanzentheile unter einen Gesichtspunkt zu bringen. In natürlichster und allseitig zutreffender Weise erklären sich aber diese Beeinflussungen als specifisch verschiedene Reize, welche Licht und Dunkelheit auf die verschiedenen Organe ausübt. Zu der physiologischen Ungleichwerthigkeit der Pflanzenorgane gehört auch eine ungleiche Reactionsfähigkeit derselben gegen Licht, welche als eine für ihre Existenz und Function vortheilhafte Anpassung ebenso erworben worden ist, wie wir es von vielen anderen Eigenschaften annehmen. Unter diesem Gesichtspunkte erscheint die Unabhängigkeit des Wachsens vom Lichte bei allen Pflanzentheilen, welche des Lichtes zur Ausübung ihren Functionen nicht bedürfen, wie Wurzeln, Blüthen, Früchte, ebenso begreiflich wie andererseits die verschiedenartige Abhängigkeit des Wachsens von der Beleuchtung bei solchen Organen, welche als Träger der Assimilationsgewebe zur Ausübung ihrer natürlichen Function auf das Licht verwiesen sind. Das Unterbleiben des Flächenwachsthums der Blattspreiten im Dunkeln fällt unter die allgemeine Regel, wonach functionslose Organe nicht entwickelt werden; es wäre eine nutzlose Vergeudung, etwas auf die Ausbildung eines Blattes, welches sich nicht aus der Dunkelheit befreien kann, zu verwenden. Für alle Organe aber, wo Ueberverlängerung im Dunkeln sich einstellt, ist diese aber auch wieder in einem anderen Sinne eine vortheilhafte Anpassung, denn sie ist hier ein für gewöhnlich unfehlbares Hülfsmittel, um den wachsenden lichtbedürftigen Pflanzentheil schließlich doch ans Licht zu bringen. Ohne die erhöhte Längsstreckung, die gerade durch Dunkelheit hervorgerufen wird, zugleich mit der geotropischen Aufwärtskrümmung, würden die Stengeltriebe, die Blattstiele, die Monocotylenblätter, welche von oft tief unter der Erdoberfläche liegenden Samen, Rhizomen, Knollen oder Zwiebeln ihren Ursprung nehmen, nicht ans Licht hervorkommen können.

4. **Einfluss der Schwerkraft.** An den plagiotropen, d. h. von Natur horizontal oder unter starkem Winkel mit der Verticale stehenden Zweigen der Holzpflanzen zeigen sich Ungleichheiten in der Wachsthumsgröße zwischen den an der Ober- und Unterseite befindlichen Geweben oder seitlichen Organen. Während an vertical gewachsenen Stämmen und Aesten die Cambiumschicht ringsum gleichstark wächst, so dass die Jahresringe des Holzkörpers concentrisch sind, findet an jenen, wie älteren Beobachtern bereits bekannt war, aber von Schimper und Kny weiter verfolgt worden ist, eine gegen die Verticale orientirte Ungleichheit des Dickenwachsthums statt. Bei den Zweigen von Pinus sylvestris, Juniperus communis, Rhus cotinus, Buxus sempervirens ist der Holzkörper an der Unterseite am stärksten, an der Oberseite am schwächsten verdickt, die Jahresringe sind an der Unterseite am breitesten und werden nach oben zu allmählich schmäler; an der zenithwärts gekehrten Seite sind sie am schmalsten, das Mark liegt also excentrisch, und zwar der Oberseite genähert. Schimper hat diese Beeinflussung des Dickenwachsthums **Hyponastie** genannt. Umgekehrt zeigen die Zweige von Tilia, Ulmus, Fagus und überhaupt die überwiegende Mehrzahl der dicotylen Holzpflanzen an der Oberseite das stärkste Dickenwachsthum, ihre Jahresringe sind an dieser Seite am breitesten, an der Unterseite am schmalsten, das Mark liegt nach unten excentrisch; dieses Wachsthum heißt

nach SCHIMPER Epinastie. Außerdem hat Derselbe als Diplonastie noch diejenigen Fälle unterschieden, wo das Dickenwachsthum nach oben und nach unten excentrisch erfolgt und in der Richtung rechtwinklig dazu ein Minimum zeigt, wofür Rosa canina und Corylus avellana angeführt werden. Wie jedoch KNY gezeigt hat, können auch verschiedenartige andere Einflüsse an dem Zustandekommen dieser Wachsthumserscheinungen betheiligt sein. So bringt eine ungleiche Belaubung oder Zweigbildung auf beiden Seiten eines Astes entsprechende Ungleichheiten im Dickenwachsthum zu Stande. An schief oder horizontal wachsenden Wurzeln, die in Erde oder Wasser entwickelt sind, fand KNY keine Verschiedenheiten im Dickenwachsthum, wohl aber trat an Wurzeln, die vom Boden entblößt wurden, eine ähnliche Epi- oder Hyponastie ein, wie an den Zweigen desselben Baumes. Jedenfalls ist aber wegen der stets genauen Beziehung dieser Wachsthumserscheinungen zur Verticale die Gravitation als einer der hierbei wesentlich wirkenden Factoren zu betrachten, ohne dass wir freilich eine Erklärung dieses Zusammenhanges besäßen.

Es ist, wie ich und WIESNER nachgewiesen haben, eine allgemeine Erscheinung, dass die an den verschiedenen Seiten plagiotroper Zweige stehenden Blätter ungleich groß werden. Dieses Verhältniss, welches man als Anisophyllie bezeichnet, findet man in immer gleichem Sinne, allerdings je nach Species ungleich stark ausgeprägt. Die genau aus der Unterseite des Zweiges entspringenden Blätter sind die größten, die der Oberseite angehörigen die kleinsten, und die an den beiden Flanken entspringenden verhalten sich in der Größe intermediär. Sehr schöne Beispiele hierfür bieten die horizontalen Triebe von Abies pectinata und ähnlich belaubten Coniferen, auch diejenigen vieler Laubhölzer mit mehrreihiger Blattstellung, am auffallendsten diejenigen mit gegenständigen Blättern, indem hier diejenigen Blattpaare, welche in der Verticalebene stehen, bedeutende Größenunterschiede des Ober- und Unterblattes aufweisen, während die in der Horizontalebene inserirten Blattpaare aus zwei völlig gleichen, in der Größe intermediären Blättern bestehen (Aesculus, Acer, Fraxinus etc.). Der Größenunterschied bezieht sich sowohl auf die Länge der Stiele, als auch auf die Flächengröße der Blattspreite, und wenn die Blätter zusammengesetzt sind, auch auf Zahl und Größe der Foliola. Ich habe gezeigt, dass man an solchen horizontalen Zweigen die Anisophyllie umkehren kann, wenn man sie durch dauernde Umkehrung zwingt, in der entgegengesetzten Lage fortzuwachsen, d. h. die einmal vorhandenen erwachsenen Blätter können sich nicht mehr verändern, aber wenn man im Frühlinge vor dem Austreiben der Knospen diese Umkehrung vorgenommen hat, so geben die neuen aus den Knospen kommenden Triebe ihren Blättern die ihrer neuen Lage entsprechende Anisophyllie. Auch beim Entfalten im Dunkeln treten diese Wachsthumsverhältnisse hervor. Es beweist dies, dass wir es wiederum mit einer Beeinflussung durch die Schwerkraft zu thun haben. Denn in den Knospen sind die Anlagen dieser Blätter noch alle einander gleich; sie

erreichen ihre verschiedenen Wachsthumsgrößen erst während ihres Heranwachsens entsprechend der Orientirung ihrer Anheftung zum Erdradius, denn an vertical gerichteten Stämmen, wo sie alle in gleicher Beziehung zum Erdmittelpunkte stehen, zeigen sie auch keine Differenzen im Wachsthum. Die durch die Schwerkraft ausgeübte Induction tritt übrigens schon frühzeitig ein, denn nach der Umkehrung macht sich an den zunächst sich entwickelnden Blättern noch eine gewisse Nachwirkung im früheren Sinne geltend. Es muss berücksichtigt werden, dass solche Zweige eine durch Schwerkraft und Licht inducirte Bilateralität besitzen, die unter Anderem eben auch in der Anisophyllie ihren Ausdruck findet, und auf welche wir bei der Beeinflussung der Organbildung durch äußere Kräfte eingehen werden. Eine physikalische Erklärung für die beschriebene Beeinflussung des Wachsens seitlicher Organe durch die Schwerkraft können wir bis jetzt nicht geben. Es liegt eben auch hier eine specifische Reaction des Wachsens gegenüber einer äußeren Kraft vor, welche als eine vortheilhafte Anpassung erworben worden ist, denn die Anisophyllie horizontaler Zweige ermöglicht den einzelnen Blättern den besten Lichtgenuss, indem die Oberblätter, je kleiner sie sind, um so weniger Schatten auf die Unterblätter werfen, und die letzteren, je größer sie sind, die Benachtheiligung in der Beleuchtung um so mehr compensiren. Ob die orthotropen, d. h. von Natur vertical wachsenden Pflanzentheile, wie die Wurzeln und aufrechten Stengel, in ihrem Wachsthum beeinflusst werden, wenn sie in einer anderen Richtung der Schwerkraft ausgesetzt oder wenn sie der Einwirkung derselben ganz entzogen sind, ist von ELFVING und FRANK-SCHWARZ geprüft worden. Es hat sich gezeigt, dass der allgemeine Charakter des Wachsens dadurch nicht geändert wird, insbesondere dass auch die große Wachsthumsperiode dadurch keine Aenderung erleidet, wohl aber dass die Wachsthumsgröße bei umgekehrter Stellung der Organe etwas geringer ausfällt; die letzteren bleiben dann kleiner als in der natürlichen Stellung. Die durch Wachsthumsänderungen hervorgebrachten geotropischen Bewegungen, welche die Pflanzentheile nach Ablenkung aus der natürlichen Richtung erleiden, besprechen wir erst im Abschnitt von den Bewegungen.

5. Einfluss mechanischen Druckes. Dass das Wachsen behindert werden muss durch einen von außen wirkenden unüberwindlichen Druck, ist selbstverständlich. Besonders wird das Dickenwachsthum von Wurzeln, Stengeln und anderen Theilen dadurch oft beeinflusst; dieselben nehmen, in enge Spalten von Steinen eingeklemmt, abgeflachte Gestalt an; Wurzeln werden hier manchmal zu fast papierdünnen Körpern, eben weil das Dickenwachsthum nur in einer Richtung möglich ist. Wachsenden Früchten kann man durch Druck verschiedene Gestalten geben. Die Chinesen pflegen ganz junge Kürbisfrüchte in viereckige, innen mit vertieften Figuren und Schriftzügen gezeichnete Flaschen zu stecken; die Früchte vergrößern sich, füllen die ganze Flasche aus und drücken sich an den Wänden ab; wenn sie reif sind, zerschlägt man die Flasche und nimmt die künstlich geformten Früchte heraus.

De Vries und Detlefsen haben zu beweisen gesucht, dass auch der natürliche Rindendruck, unter welchem sich die Cambiumschicht der Baumstämme befindet, auf den Dickenwachsthumsprocess derselben Einfluss ausübt und dass sich daraus die Bildung der Jahresringe des Holzes erkläre. Weil die Spannung der Rinde vom Frühlinge an bis in den Sommer in Folge des Dickerwerdens des Holzkörpers zunimmt, komme die Erzeugung des aus großen Gefäßen und in radialer Richtung weiten Holzzellen bestehenden Frühjahrsholzes bald zum Stillstande und gehe in die Formation des Herbstholzes über, wo die Zellen in radialer Richtung zusammengedrückt erscheinen, und endlich verhindere der gesteigerte Rindendruck das Dickenwachsthum gänzlich. De Vries glaubte einen Beweis hierfür in der Beobachtung zu finden, dass an Stellen von Aesten, die im Frühjahr fest mit Bindfaden umwickelt werden, der Holzzuwachs geringer ausfällt und aus engeren Elementarorganen besteht als über und unter einer solchen Ligatur. Dieser Versuch beweist jedoch nichts weiter, als dass durch einen hohen Druck das Dickenwachsthum des Holzkörpers beeinträchtigt wird, was man eben so gut an den erwähnten in Steinspalten gedrückten Wurzeln sehen kann. Krabbe hat nun aber diese Frage genauer geprüft, indem er zunächst Messungen der Rindenspannung vornahm und zwar in der Weise, dass das anzuhängende Gewicht bestimmt wurde, welches nöthig war, um einen abgelösten Querstreifen der Rinde wieder auf die ursprüngliche Länge auszudehnen. Dabei stellte sich heraus, dass der Rindendruck meist geringer als eine Atmosphäre ist und dass er im Herbst und im Frühlinge nicht wesentlich verschieden ist, so dass daraus kein Einfluss auf das Cambium entstehen kann. Indem nun Krabbe einen künstlichen Druck auf die Stämme einwirken ließ mittelst einer Vorrichtung, bei welcher der Druck durch ein Gewicht bestimmt werden konnte, fand er, dass bei der Fichte selbst durch eine Steigerung des natürlichen Rindendruckes auf das 2- bis 3fache noch keine merkliche Aenderung des Dickenwachsthums hervorgerufen wird; erst bei 3 bis 5 Atmosphären vermindert sich das Dickenwachsthum sowie der radiale Durchmesser der ausgebildeten Zellen, während die Cambiumzellen ihre Größe behalten; selbst bei 6 bis 8 Atmosphären wird der radiale Durchmesser noch nicht bis zu der Größe im Herbstholze herabgedrückt; erst bei 10 Atmosphären unterbleibt die Zellstreckung. Bei Laubhölzern ist ebenfalls Verdreifachung des Druckes noch ohne allen Einfluss; selbst bei 17 Atmosphären sind die Gefäße des Frühjahres noch größer als die des normalen Herbstholzes. Wenn de Vries, um den Rindendruck aufzuheben, Einschnitte in die Rinde machte und darnach in der Nähe der letzteren wieder weitzellige Holzelemente von der Cambiumschicht gebildet werden sah, so ist das ein pathologischer Process, der bekanntlich als Folge jeder Verwundung des Stammes einzutreten pflegt (Bildung sogenannten Wundholzes, welches vorwiegend aus weiten, mehr parenchymatischen Holzzellen besteht) und mit Druckverhältnissen nichts zu thun hat; Krabbe sah diese Erscheinungen auch dann eintreten, wenn er den Stamm in dieser Weise verwundet und unmittelbar darnach seine Vorrichtung zur künstlichen Steigerung des Druckes angelegt hatte. Ist dadurch der Versuch, die Entstehung der Jahresringbildung aus dem natürlichen Rindendruck zu erklären, widerlegt, so fällt damit auch die von Detlefsen auf dem gleichen Wege versuchte Erklärung des oben erwähnten excentrischen Wachsthums der Holzstämme.

Die Entstehung der in die Gefäßhohlräume hineinwachsenden Thyllen (S. 200) und der an Wundstellen sich vorwölbenden Callusbildungen ist nach Sachs die Folge des nach diesen Seiten hin aufgehobenen Druckes. Allein auch diese Erscheinungen können auf diese Weise nicht erklärt werden. Die Thyllen haben den Zweck, die Gefäße in späterem Alter innen zu verschließen, sie entstehen erst in mehrjährigen Jahresringen oder nur in der unmittelbarsten Nähe von Wundstellen, obgleich schon im jüngsten Jahresringe die Gefäße allgemein Luft von negativem Druck enthalten. Die Callusbildung aber ist die Folge einer Reizwirkung, welche durch eine Verwundung auf die in der Nähe der Wunde liegenden Zellen hervorgebracht wird und den Verschluss der Wunde und die Ersetzung des verloren gegangenen Hautgewebes zum Ziele hat. Die genauere Verfolgung der Bildung des Callus, welche in die

Pathologie gehört, überzeugt uns, dass dieselbe nicht auf Druckverhältnisse zurückzuführen ist.

6. Einfluss von Erschütterung. Ob constante oder häufige Erschütterungen das Wachsen beeinflussen, ist zwar noch nicht näher untersucht worden. Dass dieselben aber retardirend auf das Längenwachsthum der Stengel wirken müssen, geht hervor aus den Wuchsverhältnissen, welche die Pflanzen unter den beständigen Erschütterungen des Sturmes annehmen.

An den exponirten Vorgebirgen der Seeküsten und auf kahlen freien Stellen in den Hochgebirgen, wo die Stürme mit ungewöhnlicher Gewalt herrschen, sind die aufrechten Stengel aller Pflanzen außerordentlich kurz, während bekanntlich an Orten mit ruhiger Luft, namentlich in geschlossenen Räumen solche Stengel um das Vielfache länger werden. Denn dass das Kurzbleiben der Stengel der Gebirgspflanzen nicht von Beleuchtungsverhältnissen, Luftdruck oder Luftfeuchtigkeit bedingt sein kann, scheint eine Beobachtung anzudeuten, die ich auf dem kahlen Gipfel des Brockens machen konnte. Während dort die Blüthenschäfte von Taraxacum officinale wie immer auf hohen Gebirgen gewöhnlich nur wenige Centimeter hoch werden, erreichte eine Pflanze, die dort in einer nur etwa 40 cm tiefen offenen Grube wuchs, in welcher die über die Bodenoberfläche rasenden Stürme kaum empfunden wurden, die gewöhnliche Höhe ihrer Blüthenschäfte wie im Tieflande. Freilich müssen erst besondere Versuche hierüber entscheiden. Dass die möglichste Verkürzung aufrechter Stengel ein Schutzmittel gegen die zerstörende Gewalt des Sturmes ist, bedarf kaum der Erwähnung. — Reinke fand die Entwickelung von Spaltpilzen stark gehemmt durch Schallwellen, durch welche er die Culturflüssigkeit dauernd in Schwingungen versetzte.

7. Einfluss von Dehnung. Dass mechanische Dehnung das Wachsthum beschleunigen müsse, nahm schon Sachs an, indem er sich vorstellte, dass durch die Dehnung der Membran die Cellulosemicellen auseinanderrücken und dadurch eine erhöhte Anziehungskraft zu den Theilchen der membranbildenden Substanz eintrete. Experimentell hat Scholz die Wirkung des Zuges auf wachsende Keimlinge von Helianthus etc. im Vergleich mit solchen, die ohne Zug wachsen, untersucht. Er fand, dass im Anfange die Spannung stets eine Verzögerung des Wachsthums bewirkt; es scheint dies also ein störender Einfluss auf die Functionen des Protoplasmas bei der Zelltheilung und Erzeugung zellhautbildender Substanz zu sein; erst später tritt eine Beschleunigung des Wachsens ein, welche nach der Sachs'schen Vorstellung zu erklären sein dürfte.

8. Einfluss des Mediums. Auch die Beschaffenheit des Mediums, in welchem sich die Pflanzentheile befinden, beeinflusst das Wachsen derselben. Dies zeigt sich vielfach, wenn das natürliche Medium, Erde, Wasser oder Luft, vertauscht werden. Lässt man die Wurzeln von Landpflanzen in Fluss- oder Brunnenwasser sich entwickeln, so wachsen sie meistens stärker in die Länge, als sie es im Erdboden thun.

An Wasserpflanzen, welche an die Luft auf's Land kommen, z. B. durch Zurückweichen des Wassers, desgleichen an den auf dem Lande wachsenden Individuen der amphibischen Pflanzen fallen die Internodien und die Blattstiele durchgehends wesentlich kürzer aus. Ferner wird, wie ich nachgewiesen habe, bei den Wasserpflanzen mit Schwimmblättern oder Luftblättern die Wachsthumsgröße der Stiele dieser Blätter durch die Tiefe des Wassers bestimmt, eine vortheilhafte Einrichtung, um die Lamina auf oder über den Spiegel des Wassers zu bringen; d. h. die Blattstiele setzen ihr Längenwachsthum solange fort, bis die Lamina aus dem Wasser hervortaucht; in seichtem Wasser bleiben daher die Stiele kurz, in tiefem Wasser erreichen sie eine ansehnliche Länge. An Hydrocharis morsus ranae, Trapa natans, Nymphaea, Nuphar, Sagittaria, Alisma plantago etc. kann man dies im Freien leicht beobachten. Ich habe gezeigt, dass man künstlich durch Variiren der äußeren Verhältnisse die Blattstiele dieser Pflanzen zu beliebigem Wachsthum veranlassen kann, und dass dabei der Contact der Lamina mit Luft als die wesentlichste Ursache der Wachsthumshemmung sich erweist. G. Karsten schreibt diese hemmende Wirkung der Berührung der Blattfläche mit Sauerstoff zu.

Die Luftfeuchtigkeit wirkt auf das Wachsen der in der Luft befindlichen Stengel und Blätter in dem Sinne ein, dass mit Zunahme derselben die Stengelglieder und Blattstiele länger und dicker, die Blattflächen ebenfalls länger und meist auch etwas breiter werden. Man kann diesen Einfluss sichtbar machen, wenn man Pflanzen am Tageslichte wachsen lässt, und zwar die einen an der freien trockenen Luft, die anderen mit einer Glasglocke oder einem Glaskasten bedeckt. Reinke fand unter solchen Umständen nach 4 Tagen das hypocotyle Glied von Helianthus annuus in trockener Luft durchschnittlich 56,7 mm, in feucht Luft durchschnittlich 85,2 mm lang, Sorauer an junger Gerste die Länge der Halme in trockener Luft 11,5 cm, in feuchter 13,5 cm. Ich habe bei ähnlichen Versuchen mit Getreide, Klee etc. im Freien, wobei die Temperaturerhöhung im Inneren der Glaskästen gegen die Außenluft nicht mehr als 2° R. erreichte, ganz analoge Resultate erhalten. Dabei sind aber die Feuchtigkeitspflanzen trotz größerer Länge nicht reicher an Trockensubstanz, sondern reicher an Wasser; Sorauer fand bei seinen Versuchspflanzen das Gewicht der Trockensubstanz in trockener Luft 0,1642 g, in feuchter Luft 0,1243 g. Man wird also wohl nicht fehl gehen, wenn man die Verminderung der Transpiration der Pflanze in der feuchten Luft und die damit zusammenhängende Erhöhung des Turgors der wachsenden Zellen als die Ursache ihrer stärkeren Streckung ansieht. Dass andererseits bei völlig aufgehobenem Turgor, also im welken Zustande der Pflanze, das Wachsen gehemmt wird, ist schon oben erwähnt worden.

Der Wassergehalt des Erdbodens, in welchem die Pflanze wurzelt, hat bedeutenden Einfluss auf die Wachsthumsgröße der oberirdischen Organe. Lassen wir die Pflanzen von Anfang an unter verschiedenen, aber constant bleibenden Feuchtigkeitsverhältnissen des

Bodens sich entwickeln, so fallen die einzelnen Theile um so kleiner aus, je trockener der Boden ist, eine Erscheinung, die namentlich in ihren äußersten Extremen als Verzwergung oder Nanismus bezeichnet wird. Im Freien finden wir an ungewöhnlich trockenen Bodenstellen solche Zwerge, die nur wenige Millimeter groß werden, während dieselben Pflanzen sonst ½ bis 1 m Höhe erreichen. Die Wachsthumsgröße aller Theile erleidet dabei eine proportionale Verminderung, d. h. die Zwerge stellen Miniaturformen dar. Die Stengel erscheinen kürzer und dünner, die Blätter in geringerer Anzahl, kürzer und schmäler, die Zahl der Blüthen wird geringer, die Blüthentheile kleiner, nur die Samen gehen unter eine gewisse Größe, auch bei sonstiger starker Verzwergung, nicht herunter und sind keimfähig. Dagegen ist das Wurzelsystem der Zwerge verhältnissmäßig weit weniger reducirt. Im Ganzen betrachtet stellt sich auch diese Abhängigkeit des Wachsens als eine vortheilhafte Anpassung an gegebene Verhältnisse dar, indem die Pflanze das Ziel ihres Lebens, die Neubildung von Samen, auch unter den ungünstigsten Feuchtigkeitsverhältnissen dadurch zu erreichen sucht, dass sie durch möglichste Verkleinerung ihres Körpers die Ansprüche des letzteren an Wasser aufs äußerste vermindert. Dass in der That die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens an diesen Wachsthumshemmungen Schuld sind, bewies SORAUER durch vergleichende Culturversuche mit Gerste in einem und demselben Boden und unter gleichen übrigen Verhältnissen, wobei nur der Wassergehalt des Bodens verschieden gehalten wurde. Es ergaben sich nachstehende durchschnittliche Maße der Länge und Breite der Blätter:

	Länge der Blätter	Breite der Blätter
Wassergehalt von 60 % der wasserhaltenden Kraft	182,2 mm	9,4 mm
„ „ 40 „ „ „ „	166,27 „	9,1 „
„ „ 20 „ „ „ „	138,7 „	6,87 „
„ „ 10 „ „ „ „	93,7 „	5,6 „

Auch von der Concentration der Nährstofflösung zeigt sich das Wachsen abhängig. Da, wie wir oben erwähnt haben, der turgescente Zustand der Zellen eine Bedingung des Wachsens ist, so begreifen wir, dass schon aus diesem Grunde das Wachsen durch die Concentration der umgebenden Lösung beeinflusst werden muss, denn von der letzteren hängt der Turgor der darin befindlichen Zellen ab. So fand DE VRIES innerhalb 24 Stunden folgende mittleren Zuwachse der Hauptwurzel von Zea mais, als diese in Salpeterlösung gestellt wurde: von 0,5 % = 22 mm, von 1,0 % = 16,5 mm, von 1,5 % = 11,5 mm, von 2,0 % = 7,0 mm. Wenn Pflanzen in Nährstofflösungen cultivirt werden, so ist eine Concentration von 0,05 bis 0,2 % die günstigste für das Wachsthum der Wurzeln. Steigert man dieselbe auf 0,5 und noch weiter bis auf 2,0 %, so tritt eine immer stärkere Verlangsamung des Wachsens und endlich Absterben der Wurzeln ein. Daher erklärt sich auch der beschädigende Einfluss von Salzlösungen auf die Keimung, wenn sie diese Concentra-

tionsgrade erreichen. Auch an Algen wird das Wachsen durch die Nährlösungen beeinflusst, wie FAMINTZIN zeigte. Doch wachsen Pflanzenzellen, welche andere Verhältnisse gewöhnt sind, z. B. Schimmelpilze, wie Aspergillus, noch in einer Zuckerlösung von 37,2 und Pollenschläuche in einer solchen von 40 %.

9. **Beinflussung durch andere Organe.** Es sind einige Fälle bekannt, wo das Wachsen eines Pflanzentheiles durch An- oder Abwesenheit eines anderen Organes derselben Pflanze, welches manchmal sogar in weiter Entfernung davon sich befindet, beeinflusst wird. Wenn der Hauptstengel einer Pflanze oder dessen Gipfelknospe verloren geht, wie es beim Abmähen und Abweiden geschieht, so werden gewöhnlich eine oder mehrere Seitenknospen, welche sonst in Ruhe bleiben, zum raschen Auswachsen angeregt und ersetzen den verlorenen Stengel. Wenn Holzpflanzen im Sommer durch Insektenfraß, Dürre u. dergl. ihrer Blätter verlustig gehen, so fangen die Knospen, welche normal für das nächste Jahr bestimmt sind, bereits in demselben Jahre an zu treiben und erzeugen nochmals belaubte Triebe, eine Erscheinung, die man als Prolepsis bezeichnet. Wenn Bäume an einer Seite am stärksten beästet sind, wie dies allgemein an den Randbäumen der Waldbestände zu sehen ist, wo die freie Seite wegen der günstigeren Lichtverhältnisse die Entwickelung der Krone begünstigt, da wirkt dies zurück auf ein stärkeres Dickenwachsthum des Stammes an der nämlichen Seite, sodass sein Holzkörper excentrisch wird. Auch wenn aus anderen Gründen die Kronen- und Wurzelbildung eines Baumes einseitig gehemmt oder gefördert wird, ergiebt sich Excentricität des Holzkörpers; so wird durch allzugroße Nähe eines anderen Baumes das diametrale Wachsthum an der betreffenden Seite gehemmt; die stärkere Entwickelung der Jahresringe bei an Abhängen stehenden Bäumen an der dem Aufstieg zugekehrten Seite der Stammbasis hängt wahrscheinlich mit einer nach dieser Seite hin begünstigten Bewurzelung zusammen. Die auffallende Erscheinung, dass an keimenden Kartoffelknollen, welche an der Luft liegen, die Stengeltriebe ganz kurz bleiben, soll nach C. KRAUS nur von dem Mangel der Wurzeln solcher Triebe herrühren; nur dann, wenn der Knollen sich bewurzelt hat, wie es beim Liegen im Boden geschieht, wachsen die Triebe normal aus. Wenn man auch geneigt sein könnte, eine oder die andere dieser Erscheinungen einfach auf die Mengenverhältnisse vorhandener Nahrungsstoffe zurückzuführen, so scheinen hier doch noch andere geheimnissvollere Beziehungen obzuwalten, auf die wir bei der Correlation der Organbildung unten näher eingehen müssen.

Literatur. 1. Ueber Wachsthum im Allgemeinen: GRISEBACH, Archiv f. Naturgeschichte. 1843, pag. 275 u. 1844, pag. 134. — HARTING, Linnaea 1847, pag. 474, 557. — CASPARY, Flora 1856. — H. v. MOHL, Botan. Zeitg. 1844, pag. 115; 1846, pag. 314; 1862, pag. 313. — NÄGELI, Die Stärkekörner. Zürich 1858, pag. 289 ff. — SACHS, Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. Leipzig 1874, pag. 741. — Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. 1872, pag. 164. — Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. Bd. II. Heft 1. 1878. — Zellenanordnung und Wachsthum. Ebenda. Heft 2. 1879. — REINKE, Untersuchungen über die

Wachsthumsgeschwindigkeit. Verhandl. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1872 u. bot. Zeitg. 1876. — H. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877. — Askenasy, Verhandl. des naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1878, N. F. II. pag. 5 u. 1879. N. F. II. pag. 264. — Gregor Kraus, Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze. Festschr. d. naturforsch. Ges. in Halle 1879. — Schwendener, Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1880. — Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1886. I. Heft 1. — Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. der Senckenb. naturf. Gesellsch. XV. 1887. pag. 101. — Errera, Große Wachsthumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces. Botan. Zeitg. 1884. Nr. 32—36. — Pfitzer, Das Wachsthum der Kronenblätter von Cypripedium. Verhandl. des naturh.-medic. Ver. Heidelberg. III. 1882. — Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachsthum der Blattstiele. Leipzig 1887. — Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. Botan. Zeitg. 1889. pag. 229. — Mer, Des causes qui produisent l'excentricité de la moelle dans les Sapins. Compt. rend. 1888. pag. 313. — Weitere Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. II. pag. 46 ff.

2. Einfluss des Sauerstoffs: Senebier, Physiologie végétale 1800. III. pag. 384. — Bert, Compt. rend. 1873. pag. 1493. — La pression barométrique. Paris 1878. pag. 845. — Wieler, Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffes. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen I. 1883. Heft 2. — Jentys, Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffpressungen auf das Wachsthum. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen II. 1888. pag. 419.

3. Einfluss der Temperatur: Hoffmann, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. II. pag. 321. — Sachs, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. II. pag. 338. — De Candolle, Biblioth. universelle de Genève 1865. pag. 243. — Bialoblocki, Landw. Versuchsstationen 1870. XIII. pag. 441. — Köppen, Wärme und Pflanzenwachsthum. Moskau 1870. — Pedersen, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. 1874. pag. 563. — De Vries, Matériaux pour la connaissance de l'influence de la température. Archiv. Néerlandaises 1870. V. — Kerner, Botan. Zeitg. 1873. pag. 437. — F. Haberlandt, Wiss.-prakt. Untersuch. auf d. Gebiete des Pflanzenbaues 1875. I. — Uloth, Flora 1871. pag. 185 und 1875. pag. 266. — Eidam, Cohn's Beitr. z. Biologie 1875. pag. 216. — Cohn, Beitr. z. Biologie 1877. pag. 271. — Kirchner, Längenwachsthum von Pflanzenorganen bei niederen Temperaturen. Cohn's Beitr. z. Biologie III. 1883. pag. 335.

4. Einfluss des Lichtes: Sachs, Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Botan. Zeitg. 1863. Beilage. — Wirkung des Lichtes auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Botan. Zeitg. 1865. pag. 17. — Botan. Zeitg. 1864. pag. 371. — Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1872. I. und 1887. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 645. — Famintzin, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68. VI. pag. 40. — Borodin, Bullet. de l'acad. de St. Pétersbourg. 1868. XIII. pag. 432. — Baranetzky, Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum. Mém. de l'acad. de St. Pétersbourg. 7. sér. XXVII. 1879. Nr. 2. — Prantl, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1873. I. pag. 371. — Strehl, Untersuchungen über das Längenwachsthum der Wurzel etc. Leipzig 1874. — Stebler, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1878. XI. pag. 47 und Naturforsch. Gesell. Zürich 24. Januar 1881. — Leitgeb, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1876. I. — G. Kraus, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70. VII. und Botan. Zeitg. 1876. pag. 505. — Godlewski, Botan. Zeitg. 1879. pag. 89. — Brefeld, Botan. Zeitg. 1877. pag. 407 und Bot. Unters. über Schimmelpilze. Leipzig 1877. III. pag. 96. — Vines, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1878. II. — De Vries, Botan. Zeitg. 1879. pag. 852. — Fr. Darwin, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1880. IV. pag. 521. — Nobbe, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1882. pag. 347. — Adrianowsky, Wirkung des Lichtes auf Keimung der Samen. Ref. in Botan. Centralbl. 1884. Nr. 29. — Von Liebenberg, Botan. Centralbl. 1884. II. pag. 21. — Devaux, De l'action de la

lumière sur les racines. Bull. de la soc. bot. de France 1888. pag. 305. — Busch, Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen etc. gehört. Leipzig 1889.

5. Einfluss der Schwerkraft: Schimper, Bericht der Naturforscher-Versammlung in Göttingen 1854. pag. 87. — Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin 1882. — Frank, Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. Botan. Zeitg. 1868. pag. 873. — Wiesner, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1868. pag. 369. — Kny, Botan. Zeitg. 1877. pag. 417. — Elfving, Beitrag zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanze. Act. Soc. scient. Fenn. XII. — Frank-Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen. Untersuch. aus dem bot. Inst. Tübingen. I. Heft 1. pag. 53.

6. Einfluss mechanischen Druckes und Zuges: De Vries, Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Flora 1875. Nr. VII. — Ueber Wundholz. Flora 1876. — Detlefsen, Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums verholzter Axen und Wurzeln. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. II. pag. 670. — Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. pag. 17. — Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. XII. 1881. — Krabbe, Beziehung der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. December 1882, und Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 12. Juni 1884. — Scholz, Ueber den Einfluss von Dehnung auf das Längenwachsthum der Pflanzen. Cohn's Beitr. z. Biologie. IV. Heft 3. pag. 323.

7. Einfluss des Mediums: Sachs, Landwirthsch. Versuchsstationen 1860. II. pag. 14. — Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1872. I. pag. 104, 1874. I. pag. 409. 589. — Nobbe, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1864. VI. pag. 22. — Risler, Jahresber. f. Agriculturchemie. 1868—69. pag. 268. — Fittbogen, Landwirthsch. Jahrb. 1873. pag. 353. — De Vries, Daselbst 1877. pag. 896. — Famintzin, Mélanges biolog. Pétersbourg 1871. pag. 226. — Reinke, Botan. Zeitg. 1876. pag. 138. — Sorauer, Botan. Zeitg. 1873. No. 10 und 1878. pag. 1. — Frank, Cohn's Beitr. z. Biologie. 1872. I. — Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. pag. 303. — G. Karsten, Ueber die Entwickelung der Schwimmblätter. Botan. Zeitg. 1888. Nr. 36.

12. Kapitel.

Die Organbildung.

§ 50. Im vorigen Paragraphen haben wir die Organe der Pflanze als gegeben angenommen und nur das Wachsen derselben näher betrachtet. Jetzt wenden wir uns zu der Frage nach den Ursachen, welche dem Werden der Organe selbst in ihrer jeweils verschiedenen Qualität zu Grunde liegen.

Schon in den ersten Anfängen menschlicher Erkenntniss drängte sich die Ueberzeugung auf, dass in dem Gestaltenreichthum der Lebewesen kein blinder Zufall spielt, sondern dass hierin bestimmte Gesetze herrschen müssen. Ist ja doch auch der religiöse Glaube, der in den Lebewesen etwas mit Vorbedacht unabänderlich Geschaffenes sieht, schon eine Anerkennung einer causalen Gesetzmäßigkeit. Indessen soll uns an dieser Stelle noch nicht die Frage beschäftigen, wie die einzelnen Lebensformen ursprünglich auf unserer Erde entstanden sind, sondern wir stellen jetzt blos die Frage, warum immerfort bei jeder Pflanzenart die verschiedenen

Organe so und nicht anders in die Erscheinung treten. Es ist dies offenbar eine echt physiologische Frage, denn die Morphologie und die Anatomie machen uns ja allerdings mit den Gestalten und dem Baue der verschiedenen Organe bekannt, sie lehren uns jedoch nur das Was, aber nicht das Warum.

Wenn wir den Gestaltungsursachen nachgehen, so treffen wir auf zweierlei wesentlich verschiedene Arten von Kräften, die hierbei als bedingende Agentien auftreten und die wir als innere und äußere Kräfte unterscheiden können. Die ersteren spielen die Hauptrolle und sind bei jeder pflanzlichen Gestaltung betheiligt; von der Wirkung der letzteren ist uns nur in einigen Fällen etwas bekannt, die aber ein desto größeres physiologisches Interesse haben.

I. Wenn man von inneren, d. h. in der Pflanze selbst liegenden Gestaltungskräften redet, so meint man damit die allbekannte Thatsache, dass bei jeder Pflanzenspecies im Allgemeinen die einzelnen Organe immer genau wieder so werden, wie sie an der Mutterpflanze waren, und dass wir diese natürlichen Eigenschaften nicht zu beseitigen vermögen, auch wenn wir die Pflanzen in den verschiedensten äußeren Verhältnissen sich entwickeln lassen. Die gegenseitige Anordnung der Organe, die Lage der Vegetationspunkte, die Form der Wurzeln, Stengel, Blätter, Aufbau der Blüthen, die Beschaffenheit von Frucht und Samen, sowie die anatomischen Structurverhältnisse aller dieser Organe kehren bei der Fortpflanzung im Allgemeinen mit der größten Regelmäßigkeit an jedem Individuum derselben Species wieder. Von den gestaltbedingenden Kräften, welche hierbei wirksam sind, haben wir jedoch keine nähere Kenntniss. Denn auch wenn man jene Thatsache so ausdrücken wollte, dass die Gestalten angeboren oder durch Vererbung übertragen sind, so sind das nur andere Worte für die unergründete Thatsache; sie geben uns keine Erklärung der hier wirksamen, der Pflanze inhärenten und unveräußerlichen Gestaltungskräfte. Die in Rede stehenden unbekannten Kräfte müssen in jedem kleinen Theile der Pflanze als im latenten Zustande vorhanden angenommen werden. In dem noch ganz unentwickelten Keimlinge, wie er im Samenkorne ruht, sind diese Kräfte bereits gegeben, denn es geht daraus später die Pflanze in allen Eigenthümlichkeiten der Gestaltung, wie sie die Mutterpflanze zeigte, hervor. Auch kann aus einzelnen abgetrennten Stücken einer erwachsenen Pflanze der ganze Organismus sich regeneriren, wiederum genau in den Formen der Mutterpflanze. Wir sehen dies bei der Vermehrung durch Stecklinge; hier ist es ein abgeschnittenes kleines Stück eines Stengels mit einer Knospe oder ein mit einem Auge versehenes Stück eines Kartoffelknollens, aus welchem eine neue Pflanze wieder mit allen ihren charakteristischen Organen hervorgeht. Ja bei den Begonien, bei Cardamine pratensis kann ein abgetrenntes kleines Stückchen eines Blattes neue Vegetationspunkte bilden, aus welchen Wurzeln und Sprosse, also eine völlig neue Pflanze sich entwickelt. Auch wenn man die Keimlinge der Samen in Stücke zerschneidet und zum Keimen ansetzt, bilden sich bisweilen an Stücken

von Cotyledonen Adventivknospen und Wurzeln, woraus neue Pflänzchen sich entwickeln können. Kleine Fragmente des Protoplasmas von Vaucheria und anderer großzelliger Algen regeneriren sich manchmal unter Umhüllung mit einer Zellmembran zu einem neuen Individuum.

In den einzelnen Fragmenten eines Pflanzenkörpers müssen die Gestaltungskräfte oft in einer polaren Vertheilung vorhanden sein, wie die folgenden Beobachtungen, die wir namentlich Vöchting verdanken, lehren. Ein Stengel als Ganzes betrachtet, hat ein organisch unteres und ein oberes Ende, Basis und Spitze; mit jener ist er am Ursprungsorgane befestigt, die letztere trägt den fortwachsenden Vegetationspunkt. Schneidet man an beliebiger Stelle in der Mitte eines Stengels ein Stück ab und behandelt es als Steckling, so zeigt sich in der Neubildung von Organen eine Polarität, welche derjenigen des ganzen Stengels entspricht: in der organisch unteren Hälfte und besonders am untersten Ende desselben werden nur Wurzeln gebildet; in der organisch oberen Hälfte kommen diese nicht zum Vorschein, wohl aber wachsen die dort befindlichen Knospen zu beblätterten Trieben aus. Diese Erscheinungen treten recht anschaulich hervor, wenn man ein genügend langes Zweigstück biegt und mit beiden Schnittflächen in Wasser tauchen lässt. Auch wenn man einen Steckling verkehrt in Wasser oder feuchten Boden stellt, lässt sich der Gegensatz von unten und oben nicht umkehren; solche Stecklinge bewurzeln sich meist überhaupt nie, weil ihr organisch unteres Ende dazu allein prädestinirt ist, aber an der Luft es zu keinem Wurzelwachsthum bringen kann. Der Steckling bildet nur an seinem organisch unteren Ende den sogenannten Callus, d. i. eine vom Cambium der Schnittfläche ausgehende wulstartige Gewebemasse, welche nicht nur die Verheilung der Wundstelle herbeiführt, sondern auch, besonders wenn sie sich in feuchter Umgebung befindet, die neue Wurzelbildung erzeugt, wobei es gleichgültig ist, ob der Steckling in aufrechter oder verkehrter oder in sonst einer Stellung sich befindet. Unter denselben Gesichtspunkt fällt auch die Erscheinung, die man beobachtet, wenn der Stamm oder Zweig einer Holzpflanze geringelt, d. h. an einer beliebigen Stelle ringsum bis auf das Holz von der Rinde entblößt worden ist. In diesem Falle ist der Zweig zwar noch nicht mechanisch von der Pflanze getrennt, aber doch so gut wie organisch außer Zusammenhang mit ihr gesetzt; es bildet dann nur der obere Wundrand, der also zum organisch unteren Ende des isolirten Triebes geworden ist, Callus in Form einer Ueberwallungswulst und aus demselben leicht Wurzeln, wenn für feuchte Umgebung gesorgt ist. Umgekehrt ist der Erfolg bei der Regeneration abgeschnittener Wurzelstücke, die freilich im Allgemeinen viel seltener gelingt; hier herrscht die Tendenz, am abgeschnittenen organisch unteren, d. h. dem Stengel zuliegenden Ende Sprossknospen, und dagegen am organisch oberen, d. h. dem Vegetationspunkt der Wurzel zugekehrt gewesenen Ende, Wurzeln zu erzeugen. Wenn an Blättern und Blattstücken Regeneration eintritt, macht sich ein Unterschied eines oberen und unteren Endes nicht bemerkbar; an jedem Punkte, wo eine

Sprossknospe gebildet wird, kommen auch Wurzeln zur Entwickelung.

Wir sehen aus diesen Beobachtungen, dass die Stücke eines Stengels und einer Wurzel hinsichtlich ihrer inneren Gestaltungskräfte eine Polarität zeigen, sich etwa so wie jedes Fragment eines Magneten verhalten, das auch die beiden Pole immer wieder an denselben Enden zeigt. VOECHTING hat daher auch für die beiderlei Enden eines Pflanzenstückes die Namen Sprosspol und Wurzelpol eingeführt. Man kann nach Obigem beliebig den Ort bestimmen, wo an einem Stengel Wurzeln oder Knospen entstehen sollen, je nachdem man denselben so zerschneidet, dass die Stelle zum Wurzelpol oder zum Sprosspol des Stückes wird. VÖCHTING hat auch gefunden, dass bei der Transplantation von Pflanzenstücken auf einen anderen Pflanzentheil nur dann Verwachsung eintritt, wenn das implantirte Stück derart eingesetzt wird, dass seine Wachsthumsrichtung mit derjenigen der Unterlage übereinstimmt, also beide gleichsinnig polarisirt sind, auch wenn es zwei ungleichnamige Theile sind.

Beeinflussung des Gestaltungsprocesses durch innere Kräfte zeigt sich auch in den Correlationen der Pflanzentheile unter einander. Wir kommen hier auf Thatsachen, welche uns zeigen, dass die Meinung, als ob jeder Pflanzentheil unbekümmert um die anderen seine Gestaltung annehme, nicht zutrifft. Wie wir schon oben sahen, dass Pflanzentheile in ihrem Wachsthum dadurch beeinflusst werden, dass man ein anderes, oft gar nicht direct mit ihnen zusammenhängendes Organ abschneidet, so können dadurch auch in der Gestaltung der Organe Veränderungen bewirkt werden. Wenn man den verticalen Gipfeltrieb der Fichte, welcher negativ geotropisch und radiär gebaut ist, wegschneidet, so nehmen ein oder mehrere der darunter befindlichen Zweige, welche bilateral und transversal geotropisch und darum horizontal gerichtet sind, die Eigenschaften der früheren Hauptaxe an, d. h. sie werden negativ geotropisch, richten sich vertical aufwärts und wachsen dann als radiär gebaute Sprosse weiter; die Fichte bekommt dadurch einen neuen Gipfeltrieb oder wird mehrgipfelig. Wenn die jungen Sprosse der Laubhölzer im Frühjahre entblättert werden (durch Abschneiden oder Insektenfraß), so wachsen die in den Blattachseln bereits angelegten kleinen Vegetationspunkte, welche normaler Weise zu Winterknospen werden, die erst im nächstfolgenden Frühjahre austreiben, bereits jetzt zu neuen laubtragenden Sprossen aus, wobei aber, wie GÖBEL gezeigt hat, die ersten Blätter derselben nicht wie im normalen Falle zu den Knospenschuppen werden, welche die Winterknospen bedecken sollen, sondern gleich zu grünen Laubblättern sich ausgestalten. Nimmt man einer Pflanze die jungen ersten Blüthenknospen, so ist häufig der Erfolg der, dass nun andere jüngere Blüthenknospen, die vielleicht gar nicht zur Entwickelung gekommen wären, zur Ausbildung gelangen, oder dass sogar Blüthenknospen, die noch gar nicht vorhanden waren, an Orten, wo sie sonst nicht entstanden wären, zum Vorschein kommen. Die Umwandlungen, welche die Theile der Blüthe beim Uebergange in den Fruchtzustand erleiden,

sind bedingt durch die stattgefundene Befruchtung der Samenknospe der betreffenden Blüthe; sie unterbleiben im Allgemeinen, wenn keine Befruchtung stattgefunden hat. Wenn die Kartoffelpflanze in der Jugend, wo die unterirdische Knollenbildung noch nicht eingetreten ist, ihren oberirdischen laubtragenden Stengel verliert, so verwandeln sich die Endknospen der unterirdischen fadenförmigen Ausläufer, welche sonst zu Knollen werden, in gewöhnliche Laubsprosse, die sich aufrichten und über die Erde hervorwachsen. Auch besteht bei allen Pflanzen eine gewisse gegenseitige Beeinflussung der Sprossbildung und der Bewurzelung: eine kräftige Entwickelung laubtragender Triebe veranlasst auch eine reichliche Wurzelbildung, und wenn umgekehrt die Bewurzelung beeinträchtigt ist, so wirkt dies zurück auf die Bildung der Sprosse, die sich dann in weniger kräftiger Form entwickeln, wie man besonders deutlich an der in allen Stücken schwächlicheren Entwickelung der Pflanzen, die in engen Blumentöpfen bewurzelt sind, gegenüber den im freien Lande wurzelnden, erkennen kann. Für eine Correlation der Organe unter einander halte ich auch die von mir bei Lupinus festgestellte Thatsache, dass die Wurzelknöllchen der Leguminosen in ihrer Massenentwickelung ungefähr proportional dem der Pflanze gegebenen Bodenvolumen sind.

Man hat sich bemüht, in das Geheimniss der Gestaltungskräfte der Pflanze einzudringen. Es ist da zunächst zu gedenken der Versuche, die in der Richtung gemacht worden sind, die Gestaltungen als nothwendige Folgen äußerlich mechanischer Einflüsse zu erklären. Besonders ist hier an die von Schwendener aufgestellte mechanische Theorie der Blattstellung zu denken. Die ältere von Schimper und A. Braun für die Blattstellung begründete Spiraltheorie suchte die Ursachen der gesetzmäßigen Anordnung der Blätter in inneren Gründen und nahm als allgemeines Gesetz für die Entstehung der seitlichen Organe an der Mutteraxe die genetische Spirale an, in welcher dieselben in jeweils bestimmten Divergenzen, nämlich den Werthen des Kettenbruches $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ . . . ., angeordnet sind; dieselben hielt man für den Ausdruck eines geheimnissvollen Gesetzes, welches in dem Spiralgange, den man der Bildung der seitlichen Organe unterlegte, herrschen sollte. Nun haben aber Hofmeister und Sachs, besonders aber Schwendener gelehrt, dass erstens zahlreiche Fälle vorkommen, welche zu der Spiraltheorie nicht passen, und zweitens dass die von der letzteren angenommenen Stellungsgesetze überhaupt nur da zum Vorschein kommen, wo die jungen Organe auf dem Vegetationspunkt eines Muttersprosses in großer Zahl und so dicht neben einander entstehen, dass anfangs gar keine freie Oberfläche des Vegetationspunktes vorhanden ist; durch diese dichte Stellung der vorhandenen Auswüchse wird der Entstehungsort der in acropetaler Richtung neu hinzukommenden mit bestimmt. Es hängt in solchem Falle ganz von dem Umfang des Vegetationspunktes und von der Breite der Auswüchse ab, in welcher Anordnung dieselben sich in den gegebenen Raum theilen können. So müssen aber aus rein äußerlichen geometrischen Gründen die Bilder entstehen, aus welchen die ältere Blattstellungslehre ihre genetische Spirale construirte. Denn wenn auf einem gemeinsamen Grunde zahlreiche einander ähnliche Körper oder Figuren dicht neben einander gesetzt werden, so bieten sich nothwendig dem Auge Reihen dar, welche sich nach links und rechts kreuzen, die sogenannten Parastichen der Blattstellungslehre, wie sie z. B. in *a* und *b* an dem in untenstehender Fig. 499, S. 411 dargestellten Vegetationspunkte einer Tannenknospe, aber ebenso auch an den Ziegeln auf einem Dache zu sehen sind. Schwendener hat nun auch gezeigt, wie in derartigen Fällen aus rein mechanischen Ursachen Anordnungen der einen Divergenz in die einer anderen, z. B. $^2/_5$ in $^3/_8$, $^5/_{13}$ etc. übergehen müssen, und zwar namentlich

durch Druckwirkungen der seitlichen Organe auf einander, die in Folge der Gedrängtheit derselben bei ihrem Wachsthum eintreten, oder auch durch Torsionen, welche der Mutterspross erfährt, worauf wir in der Morphologie näher eingehen werden. Allein über die hier angedeuteten Fälle hinaus ist es unmöglich, die Stellung seitlicher Organe auf mechanische Ursachen zurückzuführen.

In einigen Fällen nämlich ist sie unzweifelhaft Folge schon gegebener anderer organischer Vorgänge im Innern des Mutterorganes. So ist bei den Moosen und Gefäßkryptogamen die Blattstellung eine nothwendige Folge der Art, wie die Scheitelzelle (S. 118) sich theilt, indem aus bestimmten Segmenten der letzteren die Blätter ihren Ursprung nehmen. Ferner ist die gesetzmäßige Stellung der Seitenwurzeln an den Hauptwurzeln in zwei oder mehreren um gleiche Divergenzen von einander abstehenden Reihen durch die Zahl und Stellung der Fibrovasalstränge in der Hauptwurzel bedingt. Die nähere Betrachtung dieser Verhältnisse gehört in die Morphologie; sie sollten hier nur herangezogen werden als Fälle, wo keine äußerlich mechanischen, sondern bestimmte innere organisatorische Verhältnisse die Anordnung seitlicher Glieder bestimmen. An den Stengelvegetationspunkten der höheren Pflanzen können wir freilich keine sichtbaren inneren Bildungsvorgänge, welche die Entstehung der seitlichen Glieder bedingten, auffinden; denn Scheitelzellen, die nach bestimmten Richtungen sich theilen, giebt es hier nicht, und auch die Fibrovasalstränge entstehen in dem Meristem der Vegetationspunkte hier immer erst, nachdem die seitlichen Organe schon angelegt sind. Gleichwohl müssen auch hier von innen heraus wirkende Bildungskräfte angenommen werden, welche den Ort der Entstehung der seitlichen Organe bestimmen. Die mechanische Theorie der Blattstellung kann, wie schon hervorgehoben, die organische Erklärungsweise nur da als überflüssig erscheinen lassen, wo die seitlichen Glieder auf ihrem gemeinsamen Grunde in dicht gedrängter Stellung in gegenseitigem Contacte entstehen müssen. Allein es giebt viele Fälle, wo auf völlig freistehenden schlanken Vegetationskegeln die Anlagen der seitlichen Organe in regelmäßiger Stellung ohne gegenseitigen Contact, also unbeeinflusst von einander hervortreten, und wo auch irgend andere mechanische Wirkungen, wie Druck, ausgeschlossen sind. Auch bleiben viele Stellungsverhältnisse bei der mechanischen Theorie unerklärt, wie z. B. die alternirend zweireihige Blattstellung, die Anordnung der Blätter in gekreuzten Paaren oder in mehrgliedrigen Quirlen und vollends erst die so äußerst mannigfaltigen, aber unveränderlichen Stellungsverhältnisse der Blüthenblätter, welche den für jede Pflanze charakteristischen Blüthenbau bedingen.

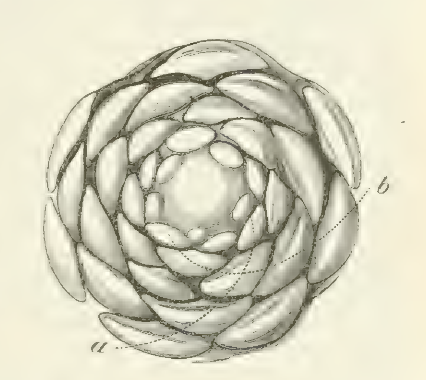


Fig. 199. Der Vegetationspunkt einer Knospe von Abies pectinata, von oben gesehen. Nach Sachs.

Auf das Ziel, die Bildung der Organe verschiedener Qualität an der Pflanze zu erklären, geht eine von Sachs aufgestellte Theorie, welche die Bildung von Wurzeln und von blättertragenden Sprossen sowie von Blüthen begreiflich zu machen sucht, und zwar durch die Annahme besonderer wurzel- und sprossbildender, auch wohl blüthenbildender Substanzen. Sachs geht dabei von der festgestellten Thatsache aus, dass in den Blättern durch die Assimilation diejenigen plastischen Substanzen entstehen, welche die Pflanze als Baustoff für ihre Organe nöthig hat. Diese Substanzen sollen nun aber nach seiner Hypothese gleich von Anfang an in ihrer Qualität verschiedene, nämlich wurzelbildende und sprossbildende sein. Während dieselben im Blatte noch beisammen sind, schlagen sie beim Uebergange in den Stengel wenigstens theilweise einen entgegengesetzten Weg ein, indem die sprossbildenden Substanzen in acropetaler, die wurzelbildenden in

basipetaler Richtung sich bewegen, und zwar unabhängig von der Richtung der Schwere, nämlich gleichgültig in welcher Stellung der Stengel sich befindet. In den Wurzeln sollen sich beide Substanzen in umgekehrter Richtung bewegen, d. h. wenn dorthin neben wurzelbildenden auch sprossbildende Stoffe gelangt sind, haben die letzteren die Tendenz, sich gegen die Basis des Organes, die ersteren, gegen die Spitze desselben sich zu bewegen. Durch diese Hypothese suchte SACHS besonders die oben erwähnten von VÖCHTING beobachteten Thatsachen zu erklären, dass in einem isolirten Stück eines Stengels oder einer Wurzel die Organbildungen an den der organischen Spitze und Basis entsprechenden Enden verschiedene sind; die in dem Steckling enthaltenen wurzel- und blattbildenden Stoffe gehen gleichsam einander fliehend an die entgegengesetzten Enden und verursachen dort die Bildung der beiderlei Organe. Auch diente SACHS diese Hypothese zur Erklärung der unten noch zu erwähnenden Thatsachen, dass äußere Kräfte, besonders die Schwerkraft bisweilen einen gewissen Einfluss auf Wurzel- und Sprossbildung an einem Organe je nach der Lage desselben zur Verticale ausüben, indem er annahm, dass die Schwerkraft einen gewissen, bisweilen zur Wirkung kommenden Einfluss auf die Bewegung der wurzel- und sprossbildenden Substanzen ausübe, indem sie jene nach unten, diese nach oben zu treiben suche. Allein es lassen sich fur diese Hypothese wirkliche Beobachtungsthatsachen nicht beibringen. Wir können die plastischen Stoffe, welche in den Blättern gebildet und in Wurzeln und Sprossen zum Wachsen verwendet werden, chemisch ziemlich scharf nachweisen: in den Blattern entstehen durch die Assimilation hauptsachlich Starkemehl und Zucker, sowie Amidverbindungen; als Baustoff für das Wachsen finden wir aber in den Sprossspitzen ebensowohl wie in den Wurzelspitzen Zucker und Stärkemehl, und es ist nichts darüber bekannt, dass diese Kohlenhydrate der Sprosse andere wären als die der Wurzeln; ebenso lassen sich in beiden Arten von Organen Amide und Eiweißstoffe als plastisches Material nachweisen, ohne dass sich ein Unterschied in der chemischen Qualität dieser Verbindungen in den beiden Organen constatiren ließe.

Zu den Versuchen, die inneren Gestaltungskräfte zu erklären, müssen auch die Theorien gerechnet werden, welche man zur Erklärung der Vererbung aufgestellt hat. Nach DARWIN's Hypothese der Pangenesis enthält jede Zelle eine Menge überaus kleiner sich selbst fortpflanzender Keimchen, die bei der Vermehrung der Zellen auch in die Tochterzellen übergehen; diese unsichtbaren Keimchen, die also in jedem Bruchstücke der Pflanze vorhanden sind, werden als die Träger der gestaltbildenden Kräfte angenommen und sollen durch ihre specifischen Eigenheiten die bei jeder Pflanze constant wiederkehrenden Gestaltungen bedingen. Ungefähr auf dasselbe kommt die Annahme NÄGELI's hinaus, wonach ein hypothetischer Bestandtheil des Protoplasmas, Idioplasma genannt, welcher bei jeder Zellenvermehrung mit auf die Tochterzellen übergeht, der erbliche Uebertrager der specifischen Eigenschaften sein soll. Manche Naturforscher haben diese Function in den Zellkern verlegt; sie sehen als die Vererbungsträger gewisse Formelemente des Zellkerns an, weil der Vermehrung der Zellen eine Theilung des Mutterkernes vorausgeht und dabei eine Vertheilung jener Formelemente auf beide Tochterkerne nachweisbar ist (S. 30). Es braucht jedoch kaum hervorgehoben zu werden, dass auch alle diese Ideen bis jetzt nur Hypothesen sind.

§ 51. II. Als äußere **Gestaltungskräfte**, d. h. als Factoren, welche einen bestimmenden Einfluss auf die Organbildung ausüben, können die Schwerkraft, das Licht, die Beschaffenheit des Mediums und der Contact mit einem fremden Körper wirken. Es giebt verschiedene Bildungsthätigkeiten der Pflanze, welche hierdurch beeinflusst werden können; dieselben lassen sich unter folgende Gesichtspunkte bringen: 1. Erzeugung neuer Vegetationspunkte, also Bildung von Wurzeln oder von Sprossen, oder anderer ähnlicher Organe an Punkten eines Pflanzen-

theiles, die von der jeweiligen Lage des letzteren zur Verticale oder zur Richtung der Lichtstrahlen oder zu einem berührenden fremden Körper bestimmt sind. 2. Ausbildung des bilateralen oder dorsiventralen Charakters eines plagiotropen Organes. Zum Verständniss dieser Ausdrücke sei hier aus der Morphologie die Andeutung entlehnt, dass man als orthotrop diejenigen Organe bezeichnet, welche unter den gewöhnlichen natürlichen Verhältnissen in verticaler Richtung zu wachsen pflegen, plagiotrop aber diejenigen, welche mit ihrer Längsaxe, beziehendlich mit ihrer Fläche in horizontaler Richtung oder auf einer beliebig gerichteten Unterlage aufliegend sich entwickeln. Die orthotropen pflegen meist einen radiären Bau zu haben, d. h. hinsichtlich ihrer Bekleidung mit seitlichen Organen und in ihrem inneren Baue verhalten sie sich ringsum gleichmäßig. Die plagiotropen sind aber häufig bilateral oder dorsiventral, d. h. man unterscheidet hinsichtlich des inneren Baues und eventuell auch bezüglich der Bekleidung mit seitlichen Organen zwei differente Seiten, die besonders bei denjenigen, welche flächenförmig verbreiterte Gestalt haben, scharf hervortreten; man bezeichnet diese beiden Seiten gewöhnlich als morphologische Ober- und Unterseite, wohl auch als Rücken- und Bauch-, beziehendlich als Licht- und Schattenseite. In den meisten Fällen unterliegt nun die Entscheidung darüber, welche der beiden Seiten, die ja im embryonalen Zustande des Organes noch keine differente Beschaffenheit besitzen, zur Ober- und welche zur Unterseite wird, lediglich inneren Gestaltungskräften; ihre Bilateralität ist inhärent. Dies ist wenigstens allgemeine Regel bei allen eigentlich bilateralen Laubblättern; der verschiedene Bau der morphologischen Ober- und Unterseite, den wir in der Anatomie kennen gelernt haben, ist fest bestimmt durch die morphologische Orientirung des Blattes am Stengel, und kann nicht umgekehrt werden dadurch, dass man den Spross in anderer Richtung zur Verticale oder zum Lichte sich entwickeln lässt; stets nimmt die der Spitze des Sprosses zugekehrte Seite den anatomischen Bau der morphologischen Oberseite, die andere denjenigen der Unterseite an. Indessen werden wir unten einige bilaterale Organe kennen lernen, wo in der That Ober- und Unterseite durch die jeweilige Stellung zur Schwer- oder Lichtwirkung oder zur Unterlage bestimmt wird. 3. Ein Wechsel morphologischer und anatomischer Eigenschaften, je nachdem das Medium, in welchem der Pflanzentheil sich entwickelt, Erde, Wasser oder Luft, Helligkeit oder Schatten ist. Wir betrachten nun die äußeren Gestaltungskräfte im Einzelnen.

1. Die Schwerkraft. Basis und Spitze der Pflanzentheile wird nie durch äußere Kräfte bestimmt, sondern ist durch die morphologische Orientirung bei ihrer Entstehung gegeben. So ist bei den Algen, die sich aus Schwärmsporen (Fig. 53, S. 94) entwickeln, das hyaline Ende der letzteren dasjenige, welches zur Basis des Algenkörpers wird; bei den höheren Pflanzen wird durch die Anheftungsstelle der Eizelle im Archegonium oder im Embryosack die Basis des Keimlings bestimmt, und bei den Wurzeln und Stengeln ist immer der Ursprung am Mutterorgane die Basis. Aber bei Marsilia wirkt nach Leitgeb die Schwerkraft insofern orientirend auf die Theile des Embryo, als von den beiden oberen, dem Archegoniumhals zugekehrten Quadranten

der Eizelle, aus denen immer Wurzel und Blatt gebildet werden, bei horizontaler Lage der Archegoniumaxe immer der nach unten gekehrte zur Wurzel, der andere zum Blatt wird, und von den beiden unteren Quadranten, welche Fuß und Stamm bilden, in jener Lage immer der nach oben gewendete zum Stamme sich entwickelt.

Bei der Reproduction der Stecklinge kann man, wie wir oben gesehen haben, Spitze und Basis nicht beliebig umkehren durch veränderte Richtung, die man den Stecklingen giebt. Vöchting hat ferner gezeigt, dass auch die abwärts wachsenden Zweige der sogenannten Trauerbäume, wenn man aus ihnen Stecklinge macht, immer am acroskopen Ende, welches hier also nach unten gekehrt war, die Knospenbildung, am aufwärts gekehrten, basiskopen Ende die Wurzelbildung eintritt. Aber eine gewisse Beeinflussung durch die Schwerkraft ist in solchen Fällen doch zu bemerken, insofern als an verkehrt aufgestellten Zweigstücken bei der Reproduction der Gegensatz zwischen Basis und Spitze etwas abgeschwächt wird, indem dann Wurzeln bisweilen auch ferner vom basalen Ende entstehen. Solche nach Umkehrung unten bewurzelten und oben getriebenen Sprosse lassen sich aber meist nicht lange am Leben erhalten. Auch sind die Angaben über gelungene Umkehrungen von Bäumen, die, mit der Krone in die Erde gesetzt, unten sich bewurzelten und oben sich belaubten, von zweifelhafter Zuverlässigkeit.

Dass aber der Ort, an welchem Vegetationspunkte von Wurzeln und Sprossen sich bilden, durch die Gravitation bestimmt werden kann, sehen wir, wenn Stecklinge oder Zweige, die in horizontaler oder schiefer Richtung stehen, sich bewurzeln: an dem wurzelbildenden Ende kommen die Wurzeln vorwiegend an der nach unten gekehrten Seite zum Vorschein, während die am acroskopen Ende erfolgende Knospenentwickelung an der Oberseite gefördert zu werden pflegt. Die in horizontaler Richtung auf oder im Erdboden wachsenden Ausläufer und Rhizome vieler Pflanzen treiben Wurzeln entweder nur oder doch wenigstens in größter Anzahl aus der nach dem Erdmittelpunkte gekehrten Seite. Sachs zeigte, dass die Vegetationspunkte neuer Sprosse an den Wurzelknollen von Thladiantha dubia an der jeweils nach oben liegenden Seite entstehen, und dass an den scheibenförmigen Sprossgliedern der Opuntia immer die nach oben gekehrten Kanten in der Bildung neuer scheibenförmiger Sprosse bevorzugt sind, was sowohl in der natürlichen als auch in künstlich umgewendeter Stellung der Pflanze hervortritt.

Auch der morphologische Charakter von Sprossen kann durch die Wirkung der Schwerkraft geändert werden. Ein derartiges Beispiel ist von Sachs an Dracaena und Yucca aufgefunden worden. Bei diesen großen Liliaceen giebt es zwei Arten von Sprossen: die aufrecht wachsenden, welche die eigentlichen großen Laubblätter tragen, und die aus der Basis des Stammes senkrecht in die Erde hinabwachsenden Rhizomsprosse, deren Blätter rudimentär bleiben, indem sie dünne, hautartige, ringförmige Niederblätter darstellen, die aber zahlreiche Wurzeln erzeugen. Hat man eine solche Pflanze mit dem Blumentopf, in welchem sie steht, umgekehrt, so ändern die Vegetationspunkte der nun aufwärts gekehrten dicken Rhizomsprosse ihren Charakter, indem sie ihre Blätter jetzt in Form von Laubblättern entwickeln und endlich über die Erde kommen, wo sie nun als Laubsprosse erscheinen. Da diese Umwandlung noch innerhalb des undurchsichtigen Erdbodens geschieht, so kann sie keine Wirkung des Lichtes sein, sondern muss der Schwerkraft zugeschrieben werden, obgleich wir uns von dieser Wirkung hier ebensowenig wie bei den übrigen erwähnten Fällen der Beeinflussung der Organbildung durch die Gravitation gegenwärtig eine klare Vorstellung zu machen vermögen.

2. Das Licht. Fälle, wo die Beleuchtungsverhältnisse die Entstehung neuer Vegetationspunkte bestimmen, sind in Bezug auf die Anlage von Wurzeln bekannt. Dunkelheit begünstigt dieselbe. Sachs hat dies nachgewiesen an den Stengeln von Tropaeolum, welche, wenn sie dunkel gehalten werden, Wurzeln entwickeln, und besonders an den Epheusprossen, die, wenn sie an einer Mauer oder an einem Baumstamm emporklettern, ihre Haftwurzeln ausschließlich an der dem Substrate zugekehrten beschatteten Seite erzeugen und welche man künstlich veranlassen kann,

auf ihrer bisherigen Lichtseite die Wurzeln zu bilden, wenn man sie mit ihrer Wurzelseite dem Lichte zukehrt und in dieser Stellung weiter wachsen lässt. Nach Vöchting werden die breiten, zweiflügeligen, blattlosen Stengel von Lepismium radicans immer auf der jedesmaligen Schattenseite Wurzeln zu erzeugen varanlasst. Noll beobachtete bei Caulerpa, dass an abgeschnittenen Blättern immer an der jeweils belichteten Seite neue Rhizom- und Blattanlagen, an der entgegengesetzten Seite Wurzeln erzeugt werden.

Veränderungen des morphologischen und anatomischen Charakters eines Pflanzentheiles durch Licht sind in folgenden Fällen bekannt. Rhizomsprosse mit Niederblattbildungen können in Laubsprosse übergehen dadurch, dass sie an's Licht gelangen, wie Göbel an Circaea direct beobachtete, und wie es wohl in weiterer Verbreitung der Fall sein dürfte. So fand auch Vöchting, dass bei der Kartoffelpflanze die Dunkelheit die Ausbildung der Sprossanlagen zu knollentragenden Stolonen begünstigt, das Licht dagegen einen hemmenden Einfluss auf die Knollenbildung äußert, so dass man auch künstlich durch Verdunkelung oberirdischer Theile des Stengels knollentragende Stolonen erzeugen kann. Hierher gehören auch die von Stahl und von Pick untersuchten Verschiedenheiten von Licht- und Schattenblättern, an denen die Ausbildung des Assimilationsgewebes in auffallender Weise je nach der Intensität des Lichtes verändert wird. An sonnigen Standorten sind die Blätter von Fagus, Vaccinium und anderer Dicotylen kleiner, dicker und derber und durch mächtig ausgebildete Palissadenzellen (S. 210) ausgezeichnet; an schattigen Standorten verlieren die letzteren oft ganz ihre Form, wogegen das Schwammparenchym hier mehr ausgebildet ist. Viele andere Pflanzen, vor allem Monocotylen, behalten jedoch unter allen Beleuchtungsverhältnissen gleiche Blattstructur. Dass übrigens auch Structurverhältnisse der Epidermis, der Gefäßbündel und der mechanisch wirkenden Gewebe beeinflusst werden, ist aus Dufour's Angaben zu entnehmen, die jedoch mit denen Stahl's nicht überall übereinstimmen.

Eine Reihe ausgezeichneter Fälle ist bekannt, wo die Bilateralität des Pflanzentheiles durch die Richtung zum Lichte inducirt wird. Das älteste, seit Mirbel bekannte, später von Pfeffer genauer untersuchte Beispiel sind die Brutknospen von Marchantia. Diese kleinen, grünen, linsenförmigen Körperchen sind nicht von bilateralem Baue; sie tragen in zwei opponirten Buchten die Sprossanlagen, aus welchen beim Keimen der Thallus sich entwickelt. Auch diese Anlagen sind anfangs nicht bilateral, sie werden es aber bei ihrer Entwickelung, und zwar wird jedesmal die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite; es hängt also nur von der Lage ab, in welcher diese Brutknospen auf ein feuchtes Substrat zum Keimen ausgelegt worden sind, welche von den beiden Seiten des Sprosses zur Oberseite mit Assimilationsgewebe und Spaltöffnungen, und welche zur Unterseite mit Wurzelhaaren wird. Diese Induction durch das Licht ist aber hier inhärent, d. h. sie kann, einmal bestimmt, nicht wieder umgekehrt werden, wenn man darnach die Pflänzchen in umgewendete Lage bringt; darum ist auch die Bilateralität des Thallus und seiner Seitensprosse bei Marchantia nicht umwendbar. Ebenso wird nach Leitgeb durch die Beleuchtung die Bilateralität in die aus Sporen entstehenden Sprosse von Marchantia, Duvallia, Grimaldia und anderer Lebermoose inducirt. Nach Leitgeb werden auch die Prothallen der Farnkräuter durch die Beleuchtung bilateral, indem immer die stärkst beleuchtete Seite sich zur morphologischen Oberseite ausbildet, die andere Wurzelhaare und Geschlechtsorgane entwickelt. Aber hier ist diese Induction keine inhärente, sie kann durch abermalige Umkehrung wieder vertauscht werden, indem bei Beleuchtung von unten auch Wurzelhaare und Geschlechtsorgane auf der zenithwärts gewandten Prothalliumfläche entstehen. Ein schönes Beispiel für eine jederzeit beliebig umwendbare, durch Licht inducirte Bilateralität habe ich an den Sprossen der Thuja occidentalis kennen gelehrt. An denselben ist bekanntlich die Blattbildung nicht scharf vom Zweige differenzirt; sie haben selbst eine blattartig plattgedrückte Form und sind an ihren Rändern zweizeilig mit ebensolchen Zweigen besetzt. Das ganze Sprosssystem, welches sich mehr oder weniger schief oder horizontal stellt, ist ausgeprägt bilateral (Fig. 200, S. 416): Die Oberseite erscheint

durch starke Cuticulabildung glänzend, ist ohne Spaltöffnungen und sieht dunkelgrün aus, weil an dieser Seite ein chlorophyllreiches Parenchym sich befindet; die Unterseite ist matt, hellgrün und mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen, das Parenchym daselbst chlorophyllarm. Kehrt man solche Sprosse um, so dass sie nun an der morphologischen Unterseite beleuchtet sind, und lässt sie so weiter wachsen, so ändern natürlich die bis dahin fertig vorhanden gewesenen Sprosse ihre Structur nicht mehr, aber die in dieser Lage sich neubildenden Sprosse kommen jetzt in umgekehrter Organisation zur Entwickelung. Dabei findet nicht etwa eine Torsion des Sprosses statt, sondern an jedem neuen Gliede, um welches der Spross zunimmt, ist die Umkehrung in stärkerem Grade eingetreten, so dass nach mehreren Gliedern die Umkehrung bezüglich aller oben angedeuteten Merkmale eine vollständige geworden ist. Die ähnlichen Cupressineen mögen sich wohl analog verhalten. Eine vom Lichte, jedoch auch schon von der Schwerkraft allein inducirte Bilateralität kommt, wie ich gezeigt habe, auch den plagiotropen, mit zweiseitig gerichteten Nadeln versehenen Seitenzweigen von anderen Coniferen, wie Taxus baccata, Abies pectinata, canadensis etc. zu. Ihre Bilateralität zeigen diese Sprosse darin, dass erstens ihre Nadeln

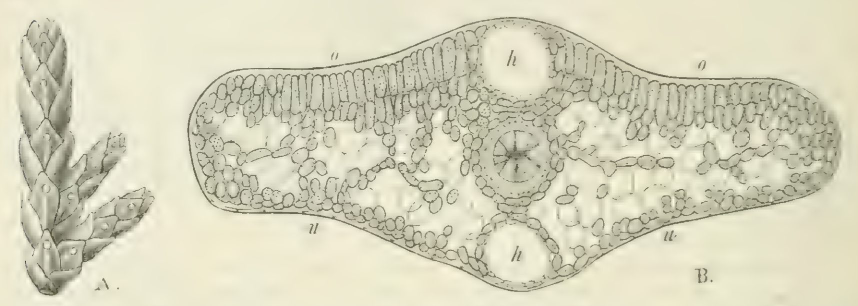


Fig. 200. *A* ein Stück eines horizontal gewachsenen verzweigten bilateralen Sprosses von Thuja occidentalis, von oben gesehen, wenig vergrößert. *B* ein Querschnitt durch denselben, vergrößert; *oo* die Ober-, *uu* die Unterseite; das grüne Assimilationsgewebe ist dunkel gehalten, dazwischen liegen große farblose Zellen; *hh* zwei Harzbehälter, dazwischen in der Mitte der Fibrovasalcylinder. Die durch das Licht bedingte Bilateralität ist besonders in der Entwickelung des Assimilationsgewebes zum Ausdruck gebracht, welches in der oberen Hälfte des Querschnittes am stärksten ausgebildet ist und die Form von Palissadengewebe zeigt, in der unteren Hälfte dagegen aus locker schwammartig verbundenen kleineren und chlorophyllärmeren Zellen besteht und die Formation des Schwammparenchyms darstellt. Außerdem ist die Epidermis der Oberseite dicker, und stärker cuticularisirt als die der Unterseite; und nur auf der letzteren stehen Spaltöffnungen.

alle transversal heliotropisch gewendet oder gedreht sind, und dass sie von der Oberseite nach der Unterseite an Größe zunehmen (S. 398), vor allem aber auch darin, dass sie selbst transversal geotropisch sind, was sich darin zu erkennen giebt, dass sie, künstlich umgewendet, durch Eigenbewegungen in Form von Krümmungen und Torsionen in die alte Lage zurückkehren. Diese Bilateralität wird aber erst durch die Richtung, in welcher der aus den Knospen wachsende Spross zu Schwerkraft und Licht sich befindet, inducirt. Denn wenn der Zweig vor dem Austreiben seiner Winterknospen in einer anderen Lage dauernd festgehalten wird, so kommt die Bilateralität in der dieser Lage entsprechenden Weise zur Ausbildung, ohne dass etwa eine Torsion des Sprosses erfolgte. Hat man daher den Zweig gerade um 180° gedreht festgehalten, so ist das vorjährige Sprossstück mit seiner Unterseite, der diesjährige Zuwachs mit seiner Oberseite zenithwärts orientirt. Bei manchen Angiospermen werden schon die primären Sprosse, besonders in ihren oberen Theilen, dorsiventral. Dies wird nach Rosenvinge durch äußere Factoren inducirt, und zwar geschieht dies durch das Licht allein bei Fagus, Begonia Schmidtii, Ervum, Anthyllis, während bei Pisum und Vicia Faba nur die Schwerkraft bestimmend ist. In den meisten Fällen ist dagegen die Bilateralität der Seitensprosse durch die Stellung an der Mutteraxe bestimmt, also den Sprossen inhärent.

3. Das Medium äußert einen bemerkenswerthen Einfluss theils auf die Anlage von Vegetationspunkten, theils auf die morphologische und anatomische Ausbildung der Pflanzentheile. Wir erkennen dies besonders an den Veränderungen, welche eintreten, wenn wir einem Pflanzentheil, der von Natur in Erde, Wasser oder Luft zu wachsen bestimmt ist, das Medium vertauschen oder wenn wir dem natürlichen Medium verschiedenartige Beschaffenheit geben.

Der Erdboden hat auf die Wurzelbildung insofern einen Einfluss, als mit dem größeren Vorrath an Nährstoffen im Boden die Anlage von Wurzelvegetationspunkten befördert wird. In unfruchtbarem Sande wachsen die Wurzeln nur in die Länge, verzweigen sich aber wenig; je besser und nährstoffreicher aber ein Boden ist, desto reichlichere Wurzelzweige entwickeln sich, so dass hier eine gleich große Bodenstelle weit stärker durchwurzelt ist. Diese Abhängigkeit zeigt sich auch bei einer und derselben Pflanze ganz local, je nachdem die Wurzeln eine nährstoffreiche oder eine unfruchtbare Bodenschicht durchdringen, was besonders von Nobbe zuerst erkannt wurde. Auch ein einzelner Nährstoff kann in dieser Beziehung schon von Wirkung sein, wie Müller-Thurgau an einem Weinrebensteckling beobachtete, von welchem die eine Wurzel in einer stickstoffhaltigen, die andere in einer stickstofffreien Nährlösung sich entwickelte. — Die in der Luft vertical herabwachsenden Wurzelträger von Selaginella beginnen meist erst mit dem Eindringen in den Boden oder auch in Wasser Wurzelverzweigungen zu bilden.

Auch der Bau der Wurzeln zeigt Verschiedenheiten, je nachdem sich dieselben in Erde oder in Wasser entwickeln; nach Perseke ist bei den in Wasser gewachsenen Wurzeln die Zahl und Länge der Wurzelhaare geringer, die Bildung von Seitenwurzeln vermindert und die Epidermis wird frühzeitiger durch verkorkte Rindenschichten ersetzt. — Wenn Luftstengel mit Erde bedeckt werden, so hat dies nach Constantin eine Verkorkung der Epidermis, eine stärkere Ausbildung des Rindengewebes, Zurücktreten des Collenchyms und der Bastfasern, sowie schwächere Holzbildung, also eine Annäherung an den Bau des Rhizoms zur Folge. — Nach Vöchting hat Feuchtigkeit und Trockenheit der Umgebung auf die Bildung knollentragender Stolonen bei der Kartoffelpflanze einen ähnlichen Einfluss wie Dunkelheit und Licht, d. h. die Feuchtigkeit begünstigt die Knollenbildung.

Bei manchen Wasser- und Sumpfpflanzen zeigen die unteren in Wasser verbleibenden Blätter auffallende Unterschiede von den oberen an die Luft tretenden Blättern. Die ersteren haben entweder lange bandförmige Gestalt, wie bei Sagittaria, wo die Luftblätter eine gestielte, pfeilförmige Lamina besitzen, oder sie sind haarförmig vieltheilig, wie bei Ranunculus aquatilis und manchen sumpfbewohnenden Cruciferen und Umbelliferen. Außerdem haben sie nicht den ausgeprägt differenten Bau des Mesophylls an der morphologischen Ober- und Unterseite, wie die Luftblätter, die Zellen ihrer Epidermis haben geradlinige Wände und enthalten Chlorophyllscheiben, die mechanischen Gewebe und die Zahl der Gefäße ist reducirt und die Blätter sind spaltöffnungslos, während die Schwimmblätter im Allgemeinen nur oberseits Spaltöffnungen, die Luftblätter aber auch unterseits dergleichen besitzen. Nach den Untersuchungen Constantin's beginnen aber die Schwimm- und Luftblätter ihre Differenzirung schon unter Wasser, die von den submersen Blättern abweichende Beschaffenheit kann also keine unmittelbare Wirkung der Berührung dieser Theile mit Luft sein. Indessen wirken dabei äußere Kräfte mit ein; einestheils hat die Jahreszeit einen gewissen Einfluss, anderntheils besonders die größere oder geringere Tiefe des Wassers, weshalb Sagittaria in sehr tiefem Wasser überhaupt nur die bandförmigen Wasserblätter bildet. Hat sich ein Schwimmblatt einmal auf der Oberfläche des Wassers ausgebreitet, so hat das einen beschleunigenden Einfluss auf die Differenzirung der folgenden Blätter in der Knospe.

Ganz unzweifelhaft ist die Einwirkung des Mediums bei den sogenannten amphibischen Pflanzen, von denen Polygonum amphibium das beste Beispiel ist. Wenn diese Pflanze im Wasser wächst, so bildet sie einen langen fadenförmigen Stengel und langgestielte, kahle, nur oberseits mit Spaltöffnungen versehene schwimmende Blätter. Sie kann aber auch auf dem Lande wachsen, wie z. B. am

Ufer und selbst auf Wiesen, die niemals überschwemmt werden. Kommt ein Trieb dieser Pflanze aufs Trockene, so erzeugt er aufrecht wachsende gedrungene Stengel mit kurzgestielten, stark behaarten Blättern, welche unterseits Spaltöffnungen besitzen.

Auch bei Landpflanzen kommen verschiedene sogenannte Standortsformen vor, bei welchen außer dem oben schon erwähnten Factor der Beleuchtungsverhältnisse vorzüglich Feuchtigkeit oder Trockenheit des Standortes von Einfluss sind. Wie besonders VOLKENS und KOHL festgestellt haben, wird bei trockenem Standort die Transpirationsfläche der Pflanze durch Verminderung der Zahl und Größe der Blätter reducirt, die Dicke und Cuticularisirung der Epidermiswände, die also ein Schutzmittel gegen übermäßige Transpiration sind, gesteigert, dagegen die Zahl der Spaltöffnungen und die Größe der Intercellularen vermindert; außerdem wird die Bildung des Collenchyms, der Bastfasern und der Holzzellen befördert und die Zahl und Weite der Gefäße eine größere. So kommt insbesondere auch der Charakter der Wüstenpflanzen durch diese Momente zum Ausdruck. Man kann durch künstliche Cultur der Pflanzen in feuchter Luft nachweisen, dass der Wassergehalt der Luft hierbei der bestimmende Factor ist. — Bei vergleichenden Culturen von Pflanzen in der Ebene und im Alpenklima fand BONNIER, dass an den Hochgebirgsexemplaren das Mesophyll kräftiger entwickelt wurde und die Blätter dem entsprechend dann auch unter gleichen Bedingungen stärker assimilirten.

4. Contact mit einem fremden festen Körper wirkt in einigen Fällen als ein zur Bildung von Organen Veranlassung gebender Reiz. Bei den Schmarotzerpilzen kommt die Bildung der an die Nährpflanze sich anlegenden und in sie eindringenden Organe, der sogenannten Appressorien und Haustorien erst durch die Berührung des Keimschlauches mit dem fremden Körper zu Stande; doch bringen diesen Effect, wie ich wiederholt angegeben habe, nicht bloß die Oberhaut der Nährpflanze, sondern auch schon die Berührung mit anderen festen Körpern, z. B. mit der Glasplatte der Deckgläschen oder Objectträger hervor. An den Stengeln der Cuscuta-Arten ist die Bildung der an die Nährpflanze sich anlegenden Haustorien die Folge des Contactes mit jener. Die Ranken von Ampelopsis erzeugen an ihren Enden, wenn sie mit einem festen Körper in Berührung kommen, die zum Anklammern an dem letzteren dienenden Verbreiterungen, die sogenannten Haftballen. Bei Marchantia entwickeln die Brutknospen nur an der vom Substrate berührten Seite Wurzelhaare; doch soll dies nach PFEFFER's erneuten Untersuchungen durch die einseitig größere Feuchtigkeit, welche im Substrat gegeben ist, bedingt sein. Eine Contactwirkung ist es wahrscheinlich auch, dass die Wurzelhaare der Wurzeln höherer Pflanzen an den Punkten, wo sie direct Bodentheilchen berühren, sich verbreitern oder aufblähen und die letzteren möglichst zu umwachsen suchen.

5. Als Beeinflussungen des Gestaltungsprocesses durch fremde organische Körper müssen die Veränderungen gelten, welche Pflanzentheile erleiden, wenn gewisse Organismen, wie Pilze oder kleine Thiere, sei es als Parasiten, sei es in symbiotischer Lebensgemeinschaft, auf oder in ihnen wachsen. Dazu gehören also besonders die Neubildungen, die als Gallen bezeichnet werden. Das Gleiche gilt auch von den Erfolgen der Befruchtung, die nicht bloß in der Ausbildung der befruchteten Eizelle zum Embryo, sondern auch in der Rückwirkung auf den Fruchtknoten sich zu erkennen geben, der dann durch mächtiges Wachsthum und neue Gewebebildungen zur Frucht sich umbildet, was bei nicht eingetretener Befruchtung unterbleibt. Die hier angedeuteten Erscheinungen sind indess an anderen Stellen unseres Buches eingehender besprochen.

Literatur. HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. pag. 440. — SACHS, Lehrbuch der Botanik. II. Aufl. 1870. § 26. — Ueber Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. II. 1882. pag. 452. — Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Daselbst. pag. 226. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. XXX. und XXXI. Vorlesung. — VÖCHTING, Ueber Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn I. 1878 und II. 1884. — Ueber die

Regeneration der Marchantien. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. pag. 48. — Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Götting. Nachrichten 1889. pag. 389. — Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. — Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha. Mem. de l'acad. des scienc. de l'institut de France 1835. — Pfeffer, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1871. I. pag. 77. — Leitgeb, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1876. Bd. 74. I. — Flora 1877. pag. 174 u. 1879. pag. 317. — Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1878. Bd. 77, I. pag. 222 und 1879. Bd. 80, I. pag. 201. — Frank, Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. Botan. Zeitg. 1868. pag. 873. — Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870. pag. 22. — Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der Zweige von Thuja occidentalis. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74. IX. — Hildebrand, Botan. Zeitg. 1870. Nr. 1. — Askenasy, Daselbst. pag. 193. — Göbel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitg. 1880. — Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XVI. 1882. — Pick, Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Botan. Centralbl. 1882. XI. pag. 400 u. 438. — Nobbe, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1862. IV. pag. 217 u. 1868. X. pag. 94. — Perseke, Ueber Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser. Leipzig 1877. — Constantin, Influence du séjour sous le sol sur la structure anatomique des tiges. Bull. de la soc. bot. de France XXX. pag. 230. — Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. des sc. nat. Bot. 6. sér. T. XIX. pag. 287. — Recherches sur la Sagittaire. Bull. de la soc. bot. de France. XXXII. 1885. pag. 218. — Études sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. des sc. nat. Bot. 7. sér. T. III. 1886. pag. 94. — Vesque, Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux. Ann. agronom. T. IX. pag. 481 u. X. pag. 14. — Volkens, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. des k. bot. Gart. Berlin III. 1884. pag. 46. — Maury, Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara. Journ. de Bot. 1887. pag. 273. — Müller-Thurgau, Botan. Centralblatt. 1886. XXVI. pag. 225. — Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886. — Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Ann. des sc. nat. Bot. 7. sér. T. V. 1887. pag. 311. — Ebert, Ueber das Palissadenparenchym. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 360. — Bonnier, Etude expérimentale de l'influence du climat alpin etc. Bull. de la soc. Bot. de France 1888. pag. 436. — Vöchting, Ueber die Bildung der Knollen. Bibliotheca botanica. Heft 4. Cassel 1887. — Noll, Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arbeiten aus d. bot. Inst. Würzburg. III. pag. 466. — Rosenvinge, Undersögelser over ydre Faktorers Indflydelse på Organdannelsen hos Planterne. Kopenhagen 1888. — Kny, Umkehrversuche mit Ampelopsis und Hedera. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 201.

13. Kapitel.

Die Gewebespannungen.

§ 52. Die wachsenden und erwachsenen Wurzeln, Stengel, Blattstiele und Blattrippen bestehen aus verschiedenen parallel neben einander liegenden und mit einander verbundenen Gewebeschichten. Die letzteren befinden sich dabei gewöhnlich in einer gegenseitigen Spannung, indem das eine der Gewebe das Bestreben hat sich stärker auszudehnen.

27*

aber daran gehindert wird durch die anderen Gewebe, welche umgekehrt sich zusammenzuziehen bestrebt sind; aber auch diese können nicht ungehindert ihrer Tendenz folgen, weil das Ausdehnungsbestreben des anderen Gewebes eine Zugkraft auf sie ausübt. Wenn man aber beiderlei Gewebe isolirt, so folgt das eine seinem Ausdehnungsstreben ungehindert und wird augenblicklich länger, als es im Verbande mit den übrigen Geweben war; die letzteren aber folgen ihrem Contractionsbestreben und erscheinen nun kürzer als vorher. In dem Pflanzentheile befand sich also das erstere Gewebe, welches man in dieser Beziehung **Schwellgewebe** nennen kann, in **Druckspannung** oder **positiver Spannung**, die anderen Gewebe waren passiv gedehnt, sie befanden sich in **Zugspannung** oder **negativer Spannung**.

In ganz jungen Pflanzentheilen, wie in den Embryonen und in den Vegetationspunkten der Wurzeln und Stengel, besteht in der Regel keine wahrnehmbare Gewebespannung, eben weil dieselben noch aus dem gleichartigen embryonalen Gewebe bestehen, wo also Gewebe mit verschiedenen Eigenschaften sich noch nicht differenzirt haben. Sobald aber das letztere eintritt, pflegen sich auch Gewebespannungen einzustellen. Im Allgemeinen gilt die Regel, dass das Grundparenchym, vorzüglich das Mark bei der Trennung der Gewebe größere Dimension annimmt, also in Druckspannung sich befindet, dagegen die Epidermis, die Gefäßbündel und die noch nicht verholzten Sclerenchymstränge sich verkürzen, also unter Zugspannung stehen.

Diese Spannungszustände äußern sich einmal in einer **Längsspannung**, indem die genannten Gewebe in der Längsrichtung der Pflanzentheile ihr Ausdehnungs- und Contractionsbestreben geltend machen. Wenn man an dem Stengel einer dicotylen Pflanze, besonders in der Zeit, wo derselbe noch im Längenwachsthum begriffen ist, durch entsprechende Längsschnitte den Markcylinder von den aus Epidermis, Rinde und Gefäßbündeln bestehenden peripherischen Gewebeschichten trennt, so verkürzen sich die letzteren etwas, während der Markcylinder sich bedeutend länger streckt, um mehrere Procente seiner ursprünglichen Länge. Befreit man das Mark nur einseitig, während es auf der anderen Seite mit den passiv gedehnten Geweben im Zusammenhange bleibt, also wenn man den Stengel der Länge nach durch einen oder mehrere durch die Axe desselben geführte Schnitte in zwei oder mehr Theile spaltet, so krümmen sich dieselben nach außen hin concav, um so stärker, je größer die Gewebespannung ist. Dasselbe sieht man daher auch, wenn man durch zwei parallele Längsschnitte eine Lamelle aus dem ganzen Stengel darstellt und dann mit dem Messer das Mark der Länge nach halbirt. In den peripherischen Geweben des Stengels und der Blattstiele bestehen auch wieder gegenseitige Spannungen, denn wenn man diese Gewebe wieder in einzelne Gewebestreifen zerlegt, so krümmen sie sich sämmtlich concav nach außen; selbst ein Streifen abgezogener Epidermis wird meist an der Außenseite concav.

Außerdem besteht aber auch eine **Querspannung**, d. h. die inneren

Gewebe suchen sich auch in der Richtung des Umfanges auszudehnen und sind daran durch die peripherischen Gewebe gehindert. Dies wird dadurch bewiesen, dass, wenn man von einem Stengel einen vollständigen Ring von Rindengewebe loslöst und denselben dann wieder umzulegen versucht, er nun nicht mehr passt, sondern sich zu kurz erweist. Daraus erklärt sich auch das Aufklaffen der Wundränder, wenn man einen Längseinschnitt an einem Stengel oder ähnlichen Pflanzentheile macht. Dass Querspannungen entstehen müssen, wo Längsspannung herrscht, ist leicht begreiflich, denn wenn das Mark in der Längsrichtung sich auszudehnen verhindert ist, so muss es nothwendig in der Querrichtung dicker zu werden suchen. Aber auch wo keine Längsspannung besteht, kann Querspannung vorhanden sein, sobald Ausdehnungskräfte anderer Art, z. B. Dickenwachsthum der Gewebe, in Wirkung treten, wie die starke Spannung zwischen Holz und Rinde an den in die Dicke wachsenden Stämmen und Aesten der Bäume beweist.

In eigenartiger Weise kommen in den Wurzeln mancher Pflanzen Querspannungen zur Wirkung. Sie äußern sich in einer von de Vries näher untersuchten Verkürzung der nicht mehr im Längenwachsthum begriffenen Theile der Wurzeln. Dieselbe kann nicht unbeträchtliche Werthe erreichen, wodurch Keimpflanzen mit ihrem Stengel sogar nachträglich in die Erde hinabgezogen werden. Sie giebt sich zunächst zu erkennen durch die Entstehung von Querrunzeln auf der Oberfläche derjenigen Wurzeltheile, welche seit einiger Zeit aufgehört haben in die Länge zu wachsen, was man besonders an den Wurzeln der Hyacinthe und vieler Sumpfpflanzen sehen kann. Nach de Vries beträgt diese Verkürzung mehrere Procent, in einigen Fällen sogar 20 bis 25 Procent der Länge und beruht auf einer Turgescenzerhöhung der parenchymatischen Rindenzellen, und zwar müssen in der Wurzel die Zellstoffwände dieser Parenchymzellen in der Querrichtung dehnbarer als in den Längsrichtungen sein, während sie im Stengel umgekehrt in der Längsrichtung dehnbarer sind und daher hier die vorwiegende Längsdehnung der Parenchymzellen veranlassen, denn der hydrostatische Druck, der den Turgor bewirkt, ist nach allen Seiten gleich groß. Mit der Querdehnung der Rindenparenchymzellen ist aber nothwendig eine Verkürzung derselben verbunden; die Hautgewebe, sowie die Gefäße und Bastfasern werden dabei passiv gebogen. Dass die Verkürzung der Wurzeln wirklich auf dem Turgor beruht, hat de Vries dadurch bewiesen, dass er dieselbe rückgängig machen konnte durch alle Mittel, welche den Turgor aufheben (Welken, Einlegen in Salzlösungen, Tödtung der Zellen).

Auch an Körpern kryptogamischer Pflanzen, die aus verschiedenartigen Geweben bestehen, finden wir sehr ausgeprägte Gewebespannungen, so besonders Längsspannungen in den Stielen der hutförmigen Fruchtkörper der Hymenomyceten, und anderer pilzlicher Fruchtkörper.

Die Gewebespannungen können durch alle Kräfte hervorgebracht werden, welche eine Volumenvergrößerung der Zellen bewirken. Dahin gehört also erstens das Wachsen. Indem die wachsenden Zellen des Markes der Stengel und Blattstiele sich rascher in die Länge strecken als diejenigen der peripherischen Gewebe, muss eine Längsspannung zwischen beiden sich einstellen. Und wenn das Mark auch in der Querrichtung stärker wächst als die äußeren Gewebe, oder wenn der Holzkörper durch die Thätigkeit der Cambiumschicht im Umfange wächst, so muss eine Querspannung die Folge sein. Aus dieser Abhängigkeit vom

Wachsen erklärt es sich auch, warum die Gewebespannungen der verschiedenen Pflanzentheile sehr ungleich stark sind. In den aufrechten Laubsprossen und in den starken Blattstielen ist zur Zeit der größten Geschwindigkeit des Längenwachsthums die Gewebespannung am größten, während in sehr langsam wachsenden Sprossaxen, wie in allen kurz bleibenden Zweigen, in den dicken Rhizomen etc. entweder gar keine oder höchst schwache Gewebespannungen gefunden werden. Ebenso bestehen in den Wurzeln, wenigstens in den erwachsenen Partien derselben, im Allgemeinen keine Gewebespannungen; an der Wurzel findet das Längenwachsthum ja auch nur in einer kurzen Strecke nahe der Spitze statt. Wenn man diesen Theil der Wurzel aufspaltet, so machen sich auch hier nur geringe Spannungen bemerkbar, meist erst nachdem man die gespaltene Wurzel in Wasser gelegt hat; aber hier krümmen sich die Längshälften umgekehrt wie beim Stengel concav an der Innenseite. Dies hängt mit dem entgegengesetzten Bau der Wurzel zusammen; die Gefäßbündel, also die passiv gedehnten Gewebe, bilden hier einen axilen Strang und das kräftiger wachsende Grundparenchym liegt als Wurzelrinde in der Peripherie dieses Stranges.

Eine zweite Kraft, welche Volumenvergrößerung der Zellen und somit Gewebespannungen bewirkt, ist der Turgor (S. 298), der also mit vermehrter Wasseraufnahme in die Zelle gesteigert wird. In der That sind gerade die Zellen des Markes der Stengel sehr saftreiche und überaus turgescible Zellen, während andererseits die Hauptbestandtheile der Gefäßbündel und der Sclerenchymstränge keine turgescenzfähigen Gebilde sind. Man kann daher auch künstlich die Gewebespannungen ungemein vergrößern, wenn man dem Schwellgewebe noch mehr Wasser zum Aufnehmen darbietet, also wenn die oben beschriebenen Schnitte durch Stengel oder Blattstiele in Wasser gelegt werden; die Concavkrümmungen an der Außenseite schreiten dann zu spiralfederartigen Einrollungen fort, wie man besonders an den längsgespaltenen Blüthenschäften von Taraxacum officinale beobachten kann. Es ist das erklärlich, denn wenn man isolirte Markcylinder von Stengeln in Wasser legt, so strecken sie sich oft bis um 30 bis 40 % ihrer ursprünglichen Länge.

Wenn isolirte Zellschichten oder selbst bloße Zellhautlamellen, wie die abgezogene Außenwand der Epidermis, die sich nach außen concav krümmen, innere Spannungen anzeigen, so müssen in den einzelnen Schichten einer Zellhaut in Folge ungleicher Wassereinlagerung und somit ungleicher Quellung Differenzen des Ausdehnungsstrebens herrschen; es muss also in diesem Falle die Cuticula negativ gegen die übrigen Zellhautschichten gespannt sein.

Die Gewebespannungen, sowohl die longitudinalen als auch die peripherischen, zeigen, wie G. Kraus nachgewiesen hat, in ihrer Stärke periodische Schwankungen, und zwar im Allgemeinen in dem Sinne, dass das Maximum gegen Sonnenaufgang, dann Sinken bis zu einem in die Mittags- oder Nachmittagsstunden fallenden Minimum, darauf wieder Steigen bis zum nächsten Morgen eintritt. Da wir jetzt erfahren haben, dass

Wachsen und Turgescenz die Gewebespannungen bedingen, so finden wir diese Thatsache begreiflich, wenn wir uns erinnern, dass der Wasserverlust der Pflanze durch Transpiration am Tage am größten ist, und dass sowohl die Geschwindigkeit des Wachsens (S. 392), als auch das Ausfließen des Blutungssaftes aus dem verwundeten Holzkörper (S. 331) eine ähnliche tägliche Periodicität aufweisen.

Literatur. Dutrochet, Mémoires pour servir à l'hist. des végét. et des anim. Paris 1837. II. — Hofmeister, Ueber die Beugung saftreicher Pflanzentheile. Berichte d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1859. — Ueber die durch die Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheilen. Daselbst 1860. — Die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzentheilen. Flora 1862. Nr. 32. — Sachs, Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 465. — Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1874. pag. 764. — G. Kraus, Botan. Zeitg. 1867. Nr. 14. — Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig 1867. pag. 406. — H. de Vries, Ueber Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser. Botan. Zeitg. 1879. pag. 650.

14. Kapitel.

Die Bewegungen der Pflanzentheile.

§ 53. Bei den im Boden festgewurzelten Pflanzen kann natürlich von einer Ortsbewegung nicht die Rede sein. Die Verbreitung von Früchten und Samen durch die Bewegungen der Luft oder des Wassers sind keine durch Lebensthätigkeiten bedingten Bewegungen. Ortsbewegungen als Lebensäußerungen kommen nur den im Wasser lebenden Schwärmsporen und ähnlichen Gebilden bei Algen und Pilzen zu, von denen bereits oben in § 37 die Rede gewesen ist.

Wohl aber sind Bewegungen, wobei einzelne Organe des Körpers ihre Richtung ändern, bei den Pflanzen fast allgemein verbreitet. Jedem Pflanzentheil, welcher an einem bereits vorhandenen Organe entsteht, ist durch den Ursprung an dem letzteren eine bestimmte Richtung vorgezeichnet, in welcher er, wenn nicht andere Einflüsse ihn daraus ablenken, fortwachsen muss. Wir nennen diese die Eigenrichtung und können sie bestimmen durch den Winkel, welchen die Axe des Pflanzentheiles mit demjenigen des Mutterorganes bildet, und welcher der Eigenwinkel genannt wird. So ist z. B. die entgegengesetzte Richtung, welche die Wurzel und das Stengelchen des Embryo mit einander bilden, also der Eigenwinkel von 180°, eben durch die Anlage beider Theile vorgezeichnet. Dasselbe gilt von dem rechten oder mehr spitzen Winkel, den bei ihrer Entstehung die Blätter und Zweige mit dem Stamme, die Seitenwurzeln mit der Hauptwurzel bilden. Eigenrichtung ist es auch, dass die Fruchtträger vieler Pilze rechtwinklig zu der Fläche stehen, in welcher das Mycelium, aus welchem jene entspringen, ausgebreitet ist.

Es kommen Fälle vor, wo Pflanzentheile ihre Eigenrichtung dauernd behalten, gleichgültig, in welcher Stellung zum Horizonte das Tragorgan sich befinden mag. So sehen wir es an den Zweigen und

Blättern der Mistel, einer Schmarotzerpflanze, welche sich allseitig um den Baumast, den sie bewohnt, richtet. Die feinen kürzeren Wurzelzweige letzter Ordnung, in welche sich die Wurzeln vieler Pflanzen verästeln, suchen im Allgemeinen ihre Eigenrichtung beizubehalten. Die Fruchtträger der Schimmelpilze, sowie vieler parasitischer Pilze, wachsen rechtwinklig auf ihrem Substrate in jedweder Lage, welche das letztere haben mag.

Bei den meisten Pflanzentheilen geht aber zu einer gewissen Zeit, oft bald nach Beginn des Wachsthums, die Eigenrichtung verloren, indem sie entweder ein- für allemal mit einer anderen vertauscht wird, oder indem zeitweise wechselnde Richtungen angenommen werden. Hiervon müssen nun aber alle diejenigen Richtungsänderungen ausgeschlossen werden, welche auf rein statischen Gründen beruhen, und bei denen die Pflanze ganz passiv sich verhält. Solche passive Bewegungen liegen vor, wenn dünne biegsame Zweige, welche mit Laub, großen Blüthen oder schweren Früchten belastet sind, in der Luft pendulirende Richtung einnehmen, und wenn Sprosse oder Blätter von Wasserpflanzen, durch die in ihren Intercellularräumen enthaltenen Luftmassen leicht gemacht, im Wasser nach oben gelenkt oder im fließenden Wasser mit dem Strome bewegt werden. Die Physiologie hat es vielmehr mit lauter activen Bewegungen zu thun, die durch eine innere Kraft erzeugt werden, und wobei also äußere Widerstände sogar mehr oder weniger überwunden werden können.

Was zunächst die bloße Form dieser Bewegungen anlangt, so sind die letzteren im Grunde sehr einfacher Art: gewöhnlich erscheinen sie als Krümmungen, indem die eine Seite des betreffenden Pflanzentheiles sich stärker als die ihr gegenüberliegende verlängert; manchmal handelt es sich auch um Drehungen, Torsionen, wenn der Pflanzentheil um seine centrale Axe sich dreht, so dass die vorher geraden Längslinien seiner Oberfläche spiralig werden; diese Bewegung muss dann eintreten, wenn die peripherischen Partien sich gleichmäßig stärker in die Länge ausdehnen, als die centralen Theile. In diesen einfachen Formen bestehen alle Bewegungen, die bei Pflanzen vorkommen; das Mannigfaltige in denselben wird aber bedingt einestheils durch den verschiedenen Grad der Krümmung, durch das Organ, welches die Bewegung ausführt, durch den Bewegungseffect, durch die näheren Umstände, unter denen die Bewegung eintritt, durch ihre Orientirung zur Außenwelt und vor allem durch ihre verschiedenen Ursachen.

Die activen Bewegungen der Pflanzentheile werden naturgemäß nach ihren ursächlichen Beziehungen betrachtet, eingetheilt und benannt. Wir können in dieser Beziehung zunächst zwei principiell verschiedene Hauptarten pflanzlicher Bewegungen unterscheiden: die mechanischen oder todten und die vitalen Bewegungen.

Unter mechanischen oder todten Bewegungen verstehe ich die sogenannten hygroskopischen und die Schleuderbewegungen, die beide ihrer Natur nach dadurch charakterisirt sind, dass sie fast ausnahmslos

an todten Pflanzentheilen eintreten und auf rein physikalisch mechanischen Ursachen beruhen. Allerdings sind sie von der lebenden Pflanze vorbereitet, insofern, als gewissen Zellen oder Geweben Eigenschaften verliehen und am ganzen Organ Einrichtungen angebracht werden, welche, nachdem der Tod des Pflanzentheiles erfolgt ist, den ganz bestimmten Effect der Bewegung hervorbringen müssen, in der Regel bedingt durch Austrocknung oder Wiederfeuchtwerden oder durch Aufhebung eines äußeren Widerstandes, der bis dahin dem Eintritte der Bewegung entgegengestellt war. Aber der Vorgang der Bewegung selbst ist hier keinenfalls als eine Lebensthätigkeit aufzufassen.

Etwas wesentlich Anderes sind alle übrigen activen Bewegungen der Pflanzentheile, die als vitale Bewegungen zusammengefasst zu werden verdienen, denn sie haben alle das eine Gemeinsame, dass sie unmittelbare Aeußerungen des Lebens sind, und dass sie alle ihren letzten Grund in einer Action des lebenden Protoplasmas haben. Anwesenheit lebenden Protoplasmas ist auch die allgemeine Grundbedingung der vitalen Bewegungen; mit dem Eintritte des Todes stehen alle diese Bewegungen still. Daher werden sie auch vorübergehend aufgehoben, d. h. es tritt ein Starrezustand ein, wenn vorübergehend solche Agentien einwirken, welche die Lebensthätigkeiten des Protoplasmas, sowie überhaupt die Lebensprocesse nachtheilig beeinflussen. Der Pflanzentheil kann aus dem Starrezustand wieder in den bewegungsfähigen Zustand zurückkehren, wenn die lebensfeindlichen Bedingungen wieder beseitigt werden und die Pflanze selbst dadurch inzwischen nicht beschädigt worden ist. Wenn die Temperatur eine gewisse untere oder obere Grenze überschreitet, so unterbleiben die vitalen Bewegungen; es tritt in jenem Falle Kältestarre, in diesem Wärmestarre ein. Man hat den durch die Temperatur bedingten beweglichen Zustand Thermotonus genannt. Wie das Licht nicht überall eine Bedingung des Lebens ist, so ist es dies auch für die meisten vitalen Bewegungen, sofern dieselben nicht gerade erst durch das Licht inducirt werden, nicht; doch werden wir es bei gewissen, für Lichtwechsel oder für Berührung empfindlichen Pflanzentheilen als Bedingung des bewegungsfähigen Zustandes, des sogenannten Phototonus kennen lernen, indem diese Organe durch dauernde Verdunkelung in Dunkelstarre übergehen. Das Wasser, welches eine allgemeine Bedingung des Turgors und des Wachsens ist, ist auch ein wichtiger Factor bei den vitalen Bewegungen; im wasserarmen, besonders im welken Zustande der Pflanze, kommen letztere nicht oder nur schwach zur Erscheinung; es ist dann Trockenstarre eingetreten. Ein richtiges Verhältniss des Sauerstoffgehaltes der Luft ist, wie für alle Lebensthätigkeiten, so auch für die vitalen Bewegungen nothwendig. Im sauerstofffreien Raume, ebenso bei sehr verminderter Sauerstofftension tritt Starre ein; Gleiches ist aber auch bei sehr gesteigerter Sauerstofftension, also in reinem Sauerstoffgas bei gewöhnlichem Luftdruck, der Fall. Nicht auffallen kann es daher auch, dass vitale Bewegungen durch Anästhetica, wie Dämpfe von Chloroform,

Aether etc., vorübergehend aufgehoben werden, und dass man ähnliche Erfolge auch bei elektrischen Einwirkungen beobachtet.

Die bewegende Kraft ist bei den vitalen Bewegungen entweder der Turgor oder das Wachsen der Zellen. Es werden Krümmungen der Pflanzentheile bewirkt, indem die auf der einen Seite des Organes liegenden Zellen einen stärkeren Turgor als die der anderen Seite annehmen, oder in ihrem Turgor wieder nachlassen; oder es entsteht eine Krümmung, weil die Zellen der einen Seite rascher wachsen als die der entgegengesetzten. In dieser Beziehung lassen sich die vitalen Bewegungen als Turgescenz- und als Wachsthumsbewegungen charakterisiren.

Die vitalen Bewegungen zerfallen nun hinsichtlich ihrer Veranlassungen in zwei Kategorien: die autonomen oder spontanen Bewegungen und die Reizbewegungen; letztere hat man auch Reactionsbewegungen, inducirte oder paratonische Bewegungen genannt. Zwischen beiden besteht der fundamentale Unterschied, dass die letzteren immer erst durch bestimmte äußere Einwirkungen erregt werden, die ersteren aber ohne jede äußere Veranlassung, in einer gewissen Periode der Entwickelung des Pflanzentheiles, regelmäßig von selbst eintreten. Diese Verschiedenheit wird schon jetzt klar werden, wenn wir nur vorläufig darauf hinweisen, dass eine ganze Reihe außerhalb der Pflanze liegender anorganischer Kräfte wie Reize wirken, auf welche die Pflanze durch bestimmte Bewegungen reagirt. Die Schwerkraft, die Lichtstrahlen, die Wärmestrahlen, Stöße, Contact mit einem fremden festen Körper, Feuchtigkeit, chemische Einflüsse etc. können, wenn sie in gewissen Richtungen auf Pflanzentheile influiren, zu Reizursachen werden, auf welche die Pflanze durch eine Bewegung, die oft gegen die Angriffsrichtung jener Kräfte bestimmt orientirt ist, antwortet. Diese Bewegungen führen also ihre Bezeichnung inducirte oder Reizbewegungen mit vollem Rechte, sie sind keine mit der Entwickelung der Pflanze nothwendig verbundenen Erscheinungen, sondern ganz ähnliche Reactionen, wie sie auch der lebendige thierische Organismus gegen äußere Reize in jedem beliebigen Augenblick an den Tag legt.

Die Bewegungen von Pflanzentheilen, die wir hier ihrer Natur nach vorläufig analysirt haben, tragen in ihrem Gesammteffect mit zu der eigenthümlichen Physiognomie der verschiedenen Pflanzenarten bei. Die beschreibende Botanik benutzt die natürlichen Richtungen der Pflanzentheile vielfach zur Vervollständigung des Bildes, welches sie von den einzelnen Pflanzenarten zu geben sucht; eine Anzahl von Ausdrücken der Terminologie der beschreibenden Botanik bezieht sich auf diese Richtungsverhältnisse. So unterscheiden wir hinsichtlich eines einzelnen Pflanzentheiles: aufrecht (erectus), aufsteigend (adscendens), liegend (prostratus oder procumbens), nickend (nutans), hängend (pendulus), kniebogig (geniculatus), geschlängelt (flexuosus), schneckenförmig (circinans), gerade (rectus); hinsichtlich der Richtung zweier Organe zu einander: gleichlaufend (parallelus), anliegend oder angedrückt (appressus), abstehend (patens), gespreizt (divaricatus), zusammengeneigt (connivens) etc. Mit diesen Ausdrücken werden die allerverschiedenartigsten Erscheinungen bezeichnet, verschiedenartig hinsichtlich der Ursache ihres Zustandekommens. Denn es liegen hier theils Eigenrichtungen, theils Effecte passiver Bewegungen, theils solche activer,

und zwar besonders sehr verschiedenartiger vitaler Bewegungen vor, ja in vielen Fällen ist die physiologische Art der Bewegung, welche der natürlichen Richtung eines Pflanzentheiles zu Grunde liegt, noch gar nicht genauer erforscht. Die beschreibende Botanik freilich will mit jenen Bezeichnungen überhaupt nichts über das Ursächliche der betreffenden Richtungen aussagen, sie benutzt sie, ebenso wie die gestaltlichen Eigenschaften der Pflanze, als etwas Gegebenes, nur um damit die Naturkörper von einander unterscheiden zu können.

A. Die mechanischen Bewegungen.

§ 54. I. Die hygroskopischen Bewegungen. Eine ganze Reihe sehr heterogener Einzelfälle lässt sich unter der vorstehenden Bezeichnung zusammenfassen wegen der Gleichheit des Principes, welches ihnen zu Grunde liegt. Aeußerlich haben sie alle das Gleiche, dass mit dem Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit der Umgebung, also wenn die Pflanzentheile austrocknen und wenn sie nach dem Trockenwerden wieder benetzt oder auch nur in feuchte Luft gebracht werden, Bewegungen eintreten, und dass man die letzteren beliebig oft wieder hervorrufen kann, so oft man die Organe dem nämlichen Wechsel aussetzt. Weil Körper von solcher Eigenschaft hygroskopisch genannt werden, hat man dies Eigenschaftswort auch hier angewendet. Diese Bewegungsfähigkeit erreichen die betreffenden Pflanzentheile in der Regel erst am Ende ihres Lebens, wo ihre Gewebe bereits todt sind; die letzteren haben nämlich während ihrer Entwickelung gewisse physikalische Eigenschaften angenommen, durch welche sie nun in einen Antagonismus treten, der beim Wechsel der Feuchtigkeitsverhältnisse die Bewegungen zur Folge hat.

Die letzteren beruhen allgemein auf den Volumenveränderungen, welche Zellhäute durch Imbibition mit Wasser, also durch Quellung und durch Wiederaustrocknen, erfahren. Es sind meistens sehr dickwandige, mehr oder weniger verholzte, also dem mechanischen System angehörige Zellen, die hierbei die active Rolle spielen. Der betreffende Pflanzentheil besteht bald aus einer einzigen Schicht, bald aus mehreren Schichten von Zellen, und immer quellen dann die Zellwände der einen Seite, wenn sie Wasser imbibiren, in einer bestimmten Richtung stärker auf, als die der anderen Seite, und ziehen sich auch, wenn sie vertrocknen, stärker zusammen als jene, wodurch die Krümmungen hervorgebracht werden. Wenn ein stiel- oder fadenförmiges Gebilde Torsionen beschreibt, so beruht dies darauf, dass die inneren Zellen in der Längsrichtung stärker quellen und beim Austrocknen sich stärker contrahiren als die äußeren. Alle diese Bewegungen haben eine in die Augen springende Zweckmäßigkeit für jeden gegebenen Fall; meistens dienen sie der Pflanze als Mittel zur Befreiung und Ausstreuung von Sporen, Pollenkörnern und Samen, beziehendlich auch zur Verbreitung und selbst zur Vertiefung der Samen in den Boden.

Unter den Pilzen bietet ein schönes Beispiel hygroskopischer Bewegung die äußere sternförmig aufreißende Peridie des Erdsternes (Geaster hygrometricus) und

verwandter Arten, welche bei Feuchtigkeit sich ausbreitet, bei Trockenheit über der inneren Peridie kugelförmig sich zusammenschlägt. Bei Laubmoosen sind besonders die Zähne des Peristoms, welche bei Trockenheit sich auswärts krümmend die Mündung der Kapsel öffnen, und die Kapselstiele der Funaria hygrometrica und anderer Moose, welche durch Hygroskopicität Torsionen ausführen, bei Equisetum die hygroskopischen Elateren der Sporen bemerkenswerth.

Das Aufspringen der Sporangien der Farne und der Antheren der Phanerogamen, wodurch im reifen Zustande die in diesen Organen enthaltenen Sporen, beziehendlich Pollenkörner ausgestreut werden, wird ebenfalls durch Austrocknen der Sporangien- und Antherenwand veranlasst. Die hierbei wirksamen Zellen bringen diesen Effect durch scharnierartige Bewegungen hervor. Bei den Sporangien der Farne ist es der sogenannte Ring, der aus diesen Zellen besteht. Die letzteren sind auf den Innen- und Seitenwänden sehr stark verdickt, und nach Schinz erleiden die innersten, an das Lumen der Zelle grenzenden Schichten beim Austrocknen den größten Wasserverlust und ziehen sich am stärksten zusammen, so dass die äußeren Ränder der Zelle sich einander nähern und der ganze Ring sich nach außen concav krümmt. Bei den meisten Angiospermen sind die Antherenwände ähnlich gebaut wie der Ring der Farne und wirken in gleicher Weise. Bei den Angiospermen, wo die Antherenwand dreischichtig ist, ist nur die innerste nach dem Scharniertypus gebaut, vermittelst verschiedenartiger faserförmiger Verdickungen, während die Epidermis passiv ist. Nur bei Encephalartus und Verwandten kommt nach Schinz die Bewegung dadurch zu Stande, dass die Außenwände aller peripherischen Zellen stark verdickt sind mittelst wasserreicher Substanz, welche beim Austrocknen tangential sich zusammenzieht und dadurch die Concavkrümmung der Außenseite der Antherenwand bewirkt. Als hygroskopische geben sich diese Bewegungen dadurch zu erkennen, dass die geöffneten Sporangien und Antheren durch Benetzen mit Wasser sich wieder schließen.

Auch das Oeffnen der kapselartigen Früchte beim Eintrocknen und ihr Schließen bei Wiederbefeuchtung gehört hierher. Der Bewegungsmechanismus wird hier nach Steinbrinck verursacht durch hygroskopische Spannungen, welche zwischen der Epidermis und der Hartschicht der Fruchtschale eintreten. Die Bewegung beruht auf der größeren Quellungsfähigkeit der Hartschicht und somit auf der stärkeren Contraction derselben. Bei den Hülsen, deren beide Klappen beim Oeffnen sich mehr oder weniger spiralig drehen, haben die Elemente der beiden wirksamen Gewebe gekreuzte Stellung. Auch die Lage der Streifung der Zellmembranen der quellbaren Elemente ist nach Steinbrinck maßgebend für die Richtung der Bewegung.

Bekannte hierher gehörige Objecte, die man sogar als Hygrometer benutzt, sind die Carpellfortsätze von Erodium und die Grannen von Avena und verwandter Gramineen. Der untere Theil dieser Gebilde beschreibt beim Eintrocknen Torsionen, die bei erneutem Feuchtwerden sich wieder aufdrehen; der obere, wie ein Zeiger zur Seite gekrümmte Theil dieser Grannen wird dadurch im Kreise umher bewegt, wenn man die Frucht festhält; wenn er dagegen in seiner Bewegung aufgehalten ist, wird umgekehrt die Frucht in bohrende Bewegung versetzt, wodurch thatsächlich das Einbohren dieser Früchte in den Erdboden bewirkt wird.

Die haarförmigen Strahlen, aus denen der Pappus vieler Compositenfrüchte besteht, breiten sich in Folge von Austrocknen schirmartig aus, und dienen dann diesen Früchten als Flugapparat. Mittelst dieser sich ausbreitenden Pappusstrahlen heben sich z. B. bei Taraxacum officinale sämmtliche Früchte eines Köpfchens aus der grünen Hülle heraus und bilden dann bei trockenem Wetter die bekannten lockeren Federkugeln, welche die Kinder ausblasen.

Hygroskopische Involucralblätter haben die Köpfchen von Carlina. Dieselben schlagen sich, wenn die Pflanze längst abgestorben ist, strahlenartig nach außen und abwärts; macht man den Blüthenkopf nass, so schließt er sich, indem alle Involucralblätter sich aufwärts und einwärts krümmen. An der sogenannten Rose von Jericho (Anastatica hierochuntica) haben wir ein Beispiel, wo der Stengel hygroskopisch ist; die strahlenartig auf der Erde ausgebreiteten Aeste, an denen die

reifen Früchte sitzen, schlagen sich, wenn die Pflanze vertrocknet, etwa wie die Finger einer Hand zusammen, wenn man eine Faust bildet; die so zusammengekugelte Pflanze wird dann auf dem trockenen Sande wie ein Ball fortgerollt; aber wenn derselbe feucht wird, so öffnen sich die Zweige wieder, ein Vorgang, welcher der Pflanze zur Verbreitung nach feuchteren Stellen vortheilhafte Dienste leistet. Man kann diese Bewegungen durch Austrocknen und Nassmachen beliebig oft wiederholen.

Hierher gehört auch die Einrollung der Blätter vieler Gräser, welche trockne Standorte bewohnen. Bei eintretender Trockenheit rollt oder faltet sich das Blatt mit seiner morphologischen Oberseite, welche meist ausschließlich die Spaltöffnungen trägt, von den Seiten her zusammen. Die Oberseite besitzt durch Furchen getrennte Längsleisten, welche beim Zusammenrollen sich bis zum Verschlusse der Rinnen einander nähern, wodurch die die Spaltöffnungen tragenden Streifen gegen die umgebende Atmosphäre abgeschlossen werden, was augenscheinlich ein Schutzmittel gegen Verdunstung ist. Nach Tschirch wird abgesehen von einigen Fällen, wo nur Turgescenzveränderungen der Blattzellen das Ein- und Aufrollen bewirken, wie bei Oryza clandestina, der Bewegungsmechanismus durch die verschiedene Quellungsfähigkeit der Membranen eines Bastzellstreifens vermittelt, welcher die morphologische Unterseite des Blattes einnimmt und in seinen inneren Schichten stärker quellbar als in der äußeren ist, weshalb die Bewegung auch an todten Blättern durch Wechsel von Befeuchtung und Austrocknen stattfindet.

Literatur. Hildebrand, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IX. 1873—74. pag. 245. — Steinbrinck, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Bonn 1873. — Ueber den Oeffnungsmechanismus der Hülsen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. I. 1883. pag. 270. — Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstructur. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 385. — Rathay, Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen des Cynareen-Involucrums. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1881. Bd. 83. — H. v. Mohl, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 62. — Chatin, Compt. rend. 1870. Bd. 70. pag. 644. — Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Zürich 1883. — Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. Ann. des sc. nat. Bot. 7. sér. T. I. pag. 97. — Schrodt, Beiträge zur Oeffnungsmechanik der Cycadeen-Antheren. Flora 1888. pag. 440. — Zimmermann, Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte, mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XII. pag. 542. — Tschirch, Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII.

§ 55. **II. Die Schleuder- und Spritzbewegungen.** Es handelt sich auch hier um solche Erscheinungen, wobei als bewegende Kräfte Spannungszustände wirken, welche theils durch Quellungen oder Schrumpfungen von todten Zellmembranen in Folge von Wasseraufnahme oder -Abgabe, theils durch Turgescenz lebender Zellen hervorgebracht werden, wobei aber immer zunächst die Bewegung durch ein bestimmtes äußeres Hinderniss gehemmt ist, bis dann das letztere mit einem Male überwunden und die Bewegung nach Art einer Explosion momentan erfolgt.

Die hygroskopischen Bewegungen der Kapseln werden in manchen Fällen zu Schleuderbewegungen, indem die Nähte, mit denen die Fruchtklappen zusammengewachsen sind, erst wenn die Spannung der letzteren einen gewissen Grad erreicht hat, plötzlich zerreißen, wobei die mit einem Ruck aufspringenden Klappen die Samen weit umher schleudern, wie z. B. bei Euphorbia, bei manchen Papilionaceen etc.

Die übrigen Schleuderbewegungen werden durch Erhöhung des Turgors saftreicher Zellen bewirkt. Dahin gehört erstens das Aufspringen der saftigen Früchte von Impatiens und Balsamina, wo die Fruchtklappen im Augenblicke, wo sie in Folge einer leisen Berührung sich ablösen, plötzlich uhrfederartig nach innen sich rollen, während bei Cyclanthera die Klappen sich nach außen schlagen. Auch hier ist die Kraft, mit der dies geschieht, ein Mittel, um die Samen weit fortzuschnellen. — Explodirende Staubgefäße finden sich besonders bei Urticeen, wie Parietaria, Urtica etc. Hier sind die Staubgefäße bogenförmig nach innen gekrümmt und in dieser Lage zunächst eingeklemmt, indem die Antheren gegen einander oder gegen den Fruchtknoten gepresst sind. Die Compression der Innenseite des Staubfadens wird mit dem weiteren Wachsthum immer größer und erzeugt eine zunehmende Spannung; endlich beim vollständigen Oeffnen der Blüthe, wenn die Hemmung überwunden wird, schnellen die Staubfäden wie eine zusammengebogene Feder plötzlich in die angestrebte Lage, wobei aus den zugleich sich öffnenden Antheren der Blüthenstaub explosionsartig hinweggeschleudert ist.

Auch die Spritzbewegungen beruhen auf Turgescenz. Hierbei werden Samen oder Sporen behufs ihrer Verbreitung aus den Behältern, in denen sie eingeschlossen sind, weit hinausgespritzt. Bei Oxalis ist die äußere Schicht der Samenschale eine elastisch gedehnte Haut, welche zuletzt an der Spitze zerreißt und, indem sie dann plötzlich über den Samen sich zurückzieht, denselben fortschnellt. Die Früchte der Spritzgurke (Momordica elaterium) lösen sich zur Zeit der Reife von dem Fruchtstiele ab, welcher wie der Stöpsel aus einer Flasche herausgetrieben wird, wobei zugleich der Saft mit den Samen hervorspritzt, weil die Fruchtwandung unter hoher Spannung sich befindet. Zahlreichere Fälle von Spritzbewegungen finden wir bei den Pilzen. Besonders gehört hierher die Ejaculation der Sporen aus den Sporenschläuchen vieler Discomyceten, Pyrenomyceten und Flechten. Die elastische Wand des Sporenschlauches ist kurz vor der Entleerung in Folge von Turgor stark gedehnt; die Sporen haben sich vorher in der Nähe der Spitze des Schlauches gesammelt, dort zerreißt endlich die Schlauchwand, wobei mit dem Saft die Sporen ausgespritzt werden, wie bei einem Gummiballon das gewaltsam eingepresste Wasser beim Einstechen hervorspritzt. Die Haut des entleerten Sporenschlauches zieht sich bis auf die Hälfte seiner vorigen Länge zusammen. Durch dieses Mittel werden die Sporen weit in der Luft verbreitet. Das Fortschleudern des Sporangiums von Pilobolus crystallinus und der Sporen von Empusa kommt dadurch zu Stande, dass die Trägerzellen in Folge von Zunahme ihrer Turgescenz platzen, wobei die Flüssigkeit hervorschießt und das Sporangium, beziehendlich die Sporen fortschleudert.

Literatur. Askenasy, Verhandl. des naturh.-medic. Vereins zu Heidelberg. 1879. II. pag. 274. — De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig 1884. pag. 89 ff. — Zopf, Mechanismus der Sporenentleerung bei Ascomyceten etc. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde in Berlin, 17. Febr. 1870.

B. Die autonomen Bewegungen.

§ 56. I. Die Nutationen. Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, dass beim Längenwachsthum der Pflanzentheile in der ganzen Länge der wachsenden Region oder auch nur in einem Theile dieser Länge zu irgend einer Zeit das Wachsthum auf der einen Seite ein wenig rascher stattfindet, als auf der entgegengesetzten. Es muss dadurch nothwendig eine Krümmung entstehen, die um so mehr hervortritt, je größer der Unterschied in der Verlängerung der beiden entgegengesetzten Seiten ist. In der Regel wird die Krümmung mit der Beendigung des Längenwachsthums auch wieder ausgeglichen, und der Pflanzentheil steht dann in

völlig gerader Richtung. Alle unter diesen Begriff fallenden Bewegungen werden als Nutationen bezeichnet. Charakteristisch für sie ist, dass sie von keinerlei äußeren Reizen bedingt sind, indem sie auch eintreten, wenn die Pflanzentheile in beliebigen Richtungen zum Erdradius, oder wenn sie in vollständiger Finsterniss sich befinden, wodurch sie sich also von ähnlichen, aber durch äußere Reize bewirkten Krümmungen unterscheiden. Sie geben sich dadurch als völlig autonome Bewegungen zu erkennen, die eine unmittelbare Folge des eigenthümlichen Ganges des Wachsthums sind, für welchen uns bislang eine Erklärung fehlt. Allein diese durch das Wachsen bedingten Bewegungen sind der Pflanze mehrfach von Vortheil, wie aus dem Folgenden ersichtlich ist.

Man muss zunächst die bei der Entfaltung der Knospen stattfindenden einmaligen Nutationen von den übrigen unterscheiden. Bei den meisten Laubblättern wächst, solange dieselben der Knospe angehören, die Außenseite oder spätere Unterseite stärker, so dass sie sich aufrecht oder mehr oder weniger einwärts richten, worauf eben die Bildung der Knospe beruht. Wenn dann die älteren äußeren Blätter der Knospe sich entfalten und stark zu wachsen beginnen, so wird das Längenwachsthum auf der Innenseite oder späteren Oberseite stärker als auf der Außenseite, so lange, bis das Blatt seine ausgestreckte Lage eingenommen hat. Wir haben es hier also mit einer an den beiden morphologischen Seiten des jungen Blattes, also eines dorsiventral gebauten Organes, ungleichen Wachsthumsgeschwindigkeit zu thun, und nennen allgemein die Erscheinung, wo das stärkere Wachsthum auf der unteren Seite erfolgt, Hyponastie, die entgegengesetzte Epinastie. Die beschriebene Bewegungsform ist ganz besonders an den sich öffnenden Knospen der Holzpflanzen zu finden, aber auch bei vielen krautartigen Pflanzen, nach VINES namentlich auch an den Wurzelblattrosetten, wie bei Primula und Plantago; die jungen Blätter stehen hier, besonders im Dunkeln, vollkommen vertical in der Richtung der Pflanzenlängsaxe, und zwar ist dies nicht durch negativen Geotropismus, sondern durch Hyponastie bedingt; mit zunehmendem Alter werden die Blätter epinastisch und breiten sich horizontal aus; frühzeitig tritt aber zugleich Transversalheliotropismus in ihnen hervor, welcher Hyponastie und Epinastie überwindet und die den Lichtstrahlen rechtwinklig zugekehrte Stellung dieser Blätter bedingt. Etwas modificirt ist der Vorgang bei den großen Blättern der Farne und Cycadeen, welche in der Jugend nach dem Vegetationspunkt hin schneckenförmig eingerollt sind, wobei auch die Seitenabschnitte der Lamina, jeder für sich, Einrollungen zeigen; bei der Entfaltung aus der Knospe strecken sich von unten nach oben fortschreitend der Blattstiel und der Mittelnerv, sowie die seitlichen Blatttheile gerade. Bei manchen Pflanzen vollführt das junge Blatt bei der Entfaltung aus der Knospe ein einmaliges vollständiges Auf- und Niederschwingen. So z. B. bei Aesculus, wo die Blättchen in der Knospe aufrecht liegen, dann beim Aufgehen der Knospe um einen Halbkreisbogen sich abwärts nach außen gegen den Blattstiel schlagen, um sehr bald sich wieder zu erheben in die normale ausge-

breitete Lage. Eine hierher gehörige Erscheinung ist auch die hakenförmige Einkrümmung der aus der Erde hervortretenden Stengelspitzen mancher Keimpflanzen, z. B. von Pisum, Phaseolus, Linum etc. Auch diese Bewegung hat augenscheinlichen Nutzen für die Pflanze. Es wird durch dieselbe vermieden, dass die Spitzen der jungen Blätter beim Hervorbrechen aus dem Samen oder aus der Erde sich gegenstemmen und die Befreiung hindern oder dabei beschädigt werden, indem die nach unten gerichtete Hakenbildung des Stengels vielmehr ein leichtes und schadloses Herausziehen der Blätter in der umgekehrten Richtung ermöglicht. Sehr bald nachdem die Befreiung gelungen ist, gleicht sich die Hakenkrümmung des Stengels aus.

Eine andere Art hierher gehöriger Bewegungen sind die **rhythmisch fortdauernden Nutationen wachsender Sprossgipfel.** Besonders bei rasch emporwachsenden Laubsprossen und Blüthenstengeln sieht man, solange sie noch im Längenwachsthum begriffen sind, den im stärksten Wachsthum befindlichen oberen Theil immer nach einer Seite hingebogen, so dass die Spitze wagerecht oder sogar abwärts geneigt steht. Die Blüthenschäfte von Allium, die Stengel von Linum, besonders aber die von Phaseolus multiflorus, von Humulus lupulus und anderer Schlingpflanzen zeigen dies sehr deutlich. Erst wenn das Wachsen zu Ende geht, richten sich diese Stengel auf und stehen völlig gerade da. Beobachtet man nun die nutirenden Sprossgipfel genauer, etwa von Stunde zu Stunde, so bemerkt man, dass die Krümmung wechselt, und dass der überhängende Gipfel bald nach dieser, bald nach jener Seite hinneigt. Manchmal wechselt dies zwischen zwei entgegengesetzten Seiten; die Seite, welche vorher die concave war, ist nach mehreren Stunden convex, und dieses Spiel wiederholt sich dauernd; der Gipfel neigt sich also innerhalb einer Ebene abwechselnd nach der einen und nach der anderen Seite; diese Erscheinung hat man als **pendelartige Nutation** bezeichnet. Sie beruht also nach dem vorhin Gesagten darauf, dass von zwei gegenüberliegenden Seiten des Stengels abwechselnd bald die eine bald die andere rascher als die übrigen sich verlängert. Kommen aber am Umfange des Stengels fortschreitend nach und nach verschiedene Seiten in der Beschleunigung des Wachsens an die Reihe, so wird der überneigende Gipfel im Raume rotiren müssen, wie der Zeiger einer Uhr fortwährend im Kreise gehen, wobei seine Spitze ungefähr kreisförmige oder mehr elliptische Linien beschreibt; dies ist die sogenannte **Circumnutation** oder **rotirende** oder **revolutive Nutation**, welche am schönsten an den noch nicht windenden Gipfeln der Schlingstengel zu verfolgen ist, wo die Bewegung oft so rasch geht, dass sie in weniger als einer Stunde einen vollen Umlauf beendet. Sehr auffallend ist bei der Circumnutation, dass die Richtung, in welcher sie erfolgt, bei jeder Pflanze eine unabänderlich constante ist, d. h. wir sehen den Gipfel des Sprosses, wenn wir uns in die Axe desselben versetzt denken, entweder stets rechts-, oder stets linksum rotiren. Die Stengel von Phaseolus und der meisten anderen Schlingpflanzen nutiren linksum,

der Stengel des Hopfens ausnahmslos rechtsum. Wie diese Bewegungen gerade den Stengeln der Schlingpflanzen von großem Nutzen sind zur Auffindung einer Stütze, um die sie sich winden sollen, werden wir bei der Bewegung der windenden Stengel näher kennen lernen.

Außer an Stengeln findet man Circumnutation auch an anderen vielzelligen Organen, besonders an jungen Ranken. Die von DARWIN an wachsenden Wurzelspitzen beschriebenen Circumnutationen sind dagegen, wie SACHS hervorhob, wohl als krankhafte, durch das Wachsen in der Luft bedingte Erscheinungen ungleichen Längenwachsthums zu betrachten, da sie bei normal in feuchter Erde oder in Wasser wachsenden Wurzeln nicht zu beobachten sind.

Dass auch die Nutationen der Sprossgipfel und Ranken Wachsthumsbewegungen sind, kann keinem Zweifel unterliegen. Es steht damit auch der Umstand im Einklange, dass die Zone der Bewegung mit derjenigen stärksten Wachsthums zusammenfällt. Eine gewisse Betheiligung hat allerdings auch die Turgescenz, was uns nicht Wunder nehmen kann, da wir die nahe Beziehung derselben zum Wachsthum früher kennen gelernt haben. Wie DE VRIES gezeigt hat, wird eine eben angestrebte Nutationsbewegung durch Verminderung des Turgors (Einlegen des Pflanzentheiles in Salzlösung) vermindert, durch Erhöhung desselben (Injection mit Wasser) verstärkt.

Bei manchen Pflanzen kommen Nutationen der Staubgefäße vor; die Pflanze zieht hier von diesen Bewegungen Vortheil, um die Uebertragung des Pollens von Blüthe zu Blüthe zu bewirken. Bei Tropaeolum, Ruta, Dictamnus, Geranium, Parnassia, Saxifraga krümmen sich zur Zeit, wo die Antheren ihren Pollen entleeren sollen, nachdem sie beim Aufblühen der Blüthe vom Pistille sich entfernt hatten, wieder zu demselben hin, um nach Entleerung des Pollens wieder in die ausgebreitete Stellung zurückzukehren. Sie befinden sich also in Folge ihrer Nutation zu der Zeit, wo sie ihren Pollen abgeben, gerade in der Stellung, welche nöthig ist, damit der letztere durch Insecten von einer Blüthe auf die Narbe einer anderen übertragen werde.

Als ein besonders einfacher Fall von Nutationen sind die von HOFMEISTER näher untersuchten Nutationsbewegungen von Spirogyra und anderen Zygnemaceen von Interesse. Die in Wasser liegenden Fäden dieser Algen beugen sich während ihres Wachsthums verschiedentlich zur Seite, selbst bis zur Bildung von Schlingen oder korkzieherartigen Formen. Diese einzelligen Gebilde zeigen in reinster und unzweideutiger Form, dass die ungleichen Expansionen auf Wachsthum der Zellhaut beruhen.

Es giebt noch einige Bewegungserscheinungen, welche den eigentlichen Nutationen sich insofern unmittelbar anschließen, als sie auch durch ein spontanes Ungleichwerden des Wachsthums in einer bestimmten Richtung in einer gewissen Entwickelungsperiode einiger Pflanzentheile regelmäßig eintreten. Den schneckenförmigen Einrollungen der jungen Farnblätter verwandt sind die Spiralkrümmungen, welche z. B. die anfangs geraden Stiele der weiblichen Blüthen von Vallisneria nach der

Befruchtung annehmen, wodurch die Früchte ins Wasser zurückgezogen werden, so wie diejenigen der älteren Ranken, soweit letztere nicht vorher um eine Stütze sich gewunden haben. — Bei starkem und lang andauerndem Längenwachsthum kommen oft **Drehungen** oder **Torsionen** zu Stande, d. h. die an dem Pflanzentheile vorspringenden Kanten oder Riefen, welche anfangs gerade Richtung hatten, laufen endlich in Form von Schraubenlinien um die Axe. An langen schmalen Blättern vieler Monocotylen, sowie an langen Blüthenschäften und Stengelinternodien ist dies häufig zu sehen, besonders auch an den langen Internodien der windenden Stengel; selbst an manchen Blumenblättern kommt es vor. Wie dies zu Stande kommen muss, kann man sich vorstellen, wenn man einen an dem einen Ende befestigten Kautschukschlauch oder Kautschukstreifen am anderen Ende fasst und nun dreht; es werden dabei die oberflächlich, beziehendlich an den Flanken liegenden Schichten des Körpers zur Verlängerung gebracht, während die Axe desselben sich nicht verlängert. Es muss also etwas Aehnliches durch die Wachsthumsvorgänge während der Torsion der Pflanzentheile vor sich gehen. Dass gerade durch Steigerung des Längenwachsthums Torsionen hervorgerufen werden, kann man an Keimstengeln vieler Pflanzen sehen, wenn sie im Finstern wachsen, wobei sie enorme Länge erreichen und sehr deutliche Drehungen zeigen.

Eine Erklärung der Nutationen, also der Thatsache, dass die Geschwindigkeit des Längenwachsthums mit einer gewissen Regelmäßigkeit an verschiedenen Seiten des Pflanzentheiles abwechselt, hat bis jetzt noch Niemand gegeben. Wenn Darwin die Nutationen als eine ganz allgemeine, allen wachsenden Organen zukommende Erscheinung betrachtete, so ist dies noch keine Erklärung, abgesehen davon, dass diese Annahme nicht zutrifft, indem z. B. Wurzeln normal keine Nutationen beschreiben. Wiesner glaubte eine mechanische Erklärung der Nutationen gefunden zu haben, indem er jede Nutationsbewegung als die Folge der vorher bestehenden entgegengesetzten Krümmung erklärte: der Druck, unter welchem die concave Seite eines nutirenden Organes sich befindet, bedinge eine reichlichere Zellbildung, und weil also an der concaven Seite mehr Zellen entstehen, so müsse dieselbe, wenn die letzteren sich zu strecken beginnen, auch stärker sich verlängern, d. h. erst gerade und schließlich convex werden, was bereits wieder die Bedingung der nächsten Krümmung erzeuge. Eine zwingende Deduction wird man jedoch hierin nicht finden können. Uebrigens wissen wir, dass aus Zelltheilungen das Wachsen nicht erklärt werden kann; eher sind umgekehrt die Zelltheilungen Begleit- oder Folgeerscheinungen des Wachsens.

Literatur. De Candolle, Pflanzenphysiologie. Stuttgart 1835. II. pag. 606. — Dutrochet, Ann. des sc. nat. 1844. 3. sér. II. pag. 157. — Sachs, Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 514. — Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1873. 3. Aufl. pag. 757. — Hofmeister, Jahreshefte des Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. 1874. Bd. 30. pag. 211. — Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881. pag. 1. — De Vries, Landw. Jahrb. 1880. Bd. 9. pag. 503. — Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von Phaseolus. Botan. Zeitg. 1882. pag. 915. — Wiesner, Die undulirende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 77. I. — Untersuchungen über die Wachsthumsgesetze der Pflanzenorgane. I. Nutirende Internodien. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Juli 1883. pag. 1. — Thatsachen zur mechanischen Erklärung der spontanen Nutationen

etc. Botan. Zeitg. 1884. Nr. 42. — Vines, On Epinasty and Hyponasty. Annals of Botany. III. August 1889.

§ 57. II. **Das Winden der Schlingpflanzen.** Während bei den meisten Pflanzenstengeln die aufrechte Stellung genügend gesichert wird durch die geotropischen Bewegungen (§ 63), mittelst deren sich die Stengel schon anfangs in verticale Richtung versetzen, und durch ihre Festigkeit, welche sie ihren mechanischen Zellgeweben verdanken, wird dies bei einigen Pflanzen, die wir oben als Kletterpflanzen bezeichneten, durch andere, im Allgemeinen auf ein Anklammern abzielende Mittel erreicht. Eins dieser Mittel ist die windende Bewegung der Stengel der sogenannten Schlingpflanzen, mit denen wir uns hier zu beschäftigen haben. Wir verstehen darunter Gewächse, deren lange aber dünne Stengel an anderen dünnen Körpern, wie dünneren Baumstämmen, Aesten von Sträuchern, an Halmen oder Blüthenstengeln oder an absichtlich ihnen dargebotenen Stangen hoch emporklettern, wie es der Hopfen, die Laufbohnen, Winden etc. thun. Die Kunst des Emporkletterns dieser Stengel besteht darin, dass sie, während sie in die Höhe wachsen, ihre Stütze in Form einer Schraubenlinie umschlingen, wobei sie sich derselben so fest anlegen, dass sie durch Reibung daran festgehalten werden, um nicht wieder hinabzugleiten. Darum sind rauhe Stützen zum Aufwinden am tauglichsten; wenn z. B. eine aufrechte Stange zu glatt ist, so kann thatsächlich die Schlingpflanze daran hinabgleiten. Darum haben auch die meisten schlingenden Stengel selbst eine rauhe Oberfläche, welche hergestellt wird durch vorspringende Riefen, durch hakenförmig gebogene verkieselte Haare u. dergl. So ausgestattet vermag der schlingende Stengel zu bedeutenden Höhen emporzuklettern. Diese außerordentliche Längenentwickelung, die ihm gewöhnlich eigen ist, macht eine Vergrößerung der Pflanze durch Zweigbildung entbehrlich; die Schlingstengel sind daher ganz oder fast ganz ohne Zweige, haben aber immer sehr lange Internodien, die also auch lange Bogenlinien bei ihren Windungen beschreiben können, ohne dass ansitzende Blätter das Anlegen an die Stütze stören; dafür ist aber jedes vorhandene Blatt von meist ansehnlicher Größe. Ein solcher Schlingstengel würde, um ohne Stütze sich halten zu können, viel zu lang, zu dünn und zu wenig gefestigt sein; denn gerade die mechanischen Gewebe sind in den windenden Stengeln von keiner bedeutenden Entwickelung, eben weil sie hier, wo der Stengel durch ein anderes Mittel seine aufrechte Haltung erzielt, entbehrlich sind.

Das Winden aller Schlingstengel ist die Resultirende von wenigstens zwei verschiedenen Bewegungen. Die eine Componente ist der Geotropismus (§ 63), d. h. die den meisten Laubsprossen eigene, durch die Schwerkraft verursachte, nach oben gerichtete Krümmungsbewegung, welcher die Stengel überhaupt ihre aufrechte Richtung verdanken. Sie ist die Ursache eines hervorstechenden Charakterzuges aller Windenbewegungen, nämlich, dass die Schraubenlinie, die der Stengel beschreibt, stets *nach oben*, niemals umgekehrt, gerichtet ist, und dass die Win-

dungen sich also auch nicht aufeinander legen, sondern in ziemlich steiler Spirale in die Höhe gehen; mit anderen Worten: es erklärt sich aus der Mitwirkung des Geotropismus die ausnahmslose Thatsache, dass die Schlingpflanzen nur aufrechte Stützen umwinden. Man wird niemals sehen, dass eine Schlingpflanze sich um eine horizontale Stütze, geschweige denn um eine solche in abwärts gehender Richtung windet. Am besten scheint es für die Bewegung zu sein, wenn die Stütze ganz vertical steht. Bei manchen Schlingpflanzen werden schon Stützen von 40° Neigung zur Horizontale nicht mehr umwunden, bei anderen ist etwa 20° die äußerste Grenze. Aus der Mitbetheiligung des Geotropismus am Winden ist es auch erklärlich, warum der windende Stengel, wenn man die ganze Pflanze mit der Stütze umkehrt, so dass der schlingende Gipfel sich unten befindet, oder wenn man sie mit der Stütze in horizontale Lage versetzt, seine jüngeren 3 bis 4 Windungen von der Stütze wieder ablöst, worauf die Stengelspitze wieder nach oben sich wendet. Es handelt sich dabei eben nur um die noch im Wachsen begriffenen Theile des Sprosses, auf welche die Schwerkraft ihren richtenden Einfluss ausübt, die völlig erwachsenen, um die Stütze gewundenen Theile werden dadurch nicht mehr beeinflusst. Noch eine andere Erscheinung erklärt sich aus dem Geotropismus des windenden Stengels: die Neigung der Windungen wird um so steiler, je dünner die Stütze ist, weil mit abnehmender Dicke der letzteren der Spielraum für die geotropische Aufwärtsbewegung sich vergrößert. So beträgt z. B. bei Calystegia dahurica bei 4 mm Durchmesser der Stütze die Neigung der Windungen ca. 70 bis 75°, bei noch dünneren Stützen 85° und mehr.

Die zweite Componente der Windenbewegung ist die Circumnutation (§ 56) des Sprossgipfels. Schon den älteren Physiologen war es klar, dass durch sie das eigentliche Umwinden der Stütze zu Stande kommt. Wenn man die Keimstengel der Laufbohnen oder Winden oder die aus dem Wurzelstocke austreibenden jungen Sprösslinge des Hopfens beobachtet, in der Absicht zu sehen, wie sie es machen, um eine Stütze zu umschlingen, so bemerkt man, dass ihre ersten Internodien, die unmittelbar über dem Boden stehen, noch nicht die Fähigkeit zu winden besitzen; sie sind verhältnissmäßig kurz und wachsen aufrecht, ohne Stütze. Erst die nun folgenden Internodien sind im Stande zu winden. Sie verlängern sich zunächst sehr beträchtlich, und so bekommt die Pflanze zunächst einen sehr langen Sprossgipfel, welcher theils in Folge seines eigenen Gewichtes, theils wegen der jetzt eintretenden Nutation seitwärts überneigt. In dieser Lage beginnt nun die Circumnutation, d. h. die Bewegung, durch welche der freischwebende Gipfel im Kreise umhergeführt wird. Wir haben schon oben hervorgehoben, dass diese autonome Bewegung zwar den meisten Sprossaxen eigen, aber gerade bei den Stengeln der Schlingpflanzen im höchsten Grade ausgebildet ist; und in der That ist sie auch das Mittel, durch welches die Schlingpflanze nicht nur eine Stütze in ihrer Nachbarschaft sucht, sondern, wenn sie eine solche gefunden, sie auch immer weiter umwinden muss. Wie ein Mensch mit

ausgestrecktem Arme ringsherum um sich greift, um einen Gegenstand zu fassen, so sucht und findet der Stengel der Schlingpflanze durch seinen weit zur Seite ausgestreckten und sich im Raume drehenden Sprossgipfel in seiner Umgebung eine geeignete Stütze. Wenn nun bei dieser Bewegung die Pflanze mit dem schwebenden Gipfel an einen zur Seite stehenden Körper stößt, so krümmt sich nunmehr der spitzenwärts liegende Theil des Gipfels um ihn herum, weil ja die Circumnutation in der gleichen Richtung weiter geht, und wächst also, eine Schraubenlinie beschreibend, an ihm hinauf, vorausgesetzt natürlich, dass der fremde Körper eine Form hat, welche als Stütze tauglich ist, d. h. dass er dünn genug ist, um von dem nutirenden Bogen des Sprossgipfels umfasst werden zu können. In der That ist der Durchmesser der Stütze eine von den Bedingungen des Zustandekommens des Windens. Bei unseren einheimischen, verhältnissmäßig kleinen Schlingpflanzen hat der nutirende Sprossgipfel nur eine mäßige Länge; Phaseolus multiflorus umwindet daher wohl noch Stangen von 8 bis 10,5 cm, aber nicht mehr solche von 24 cm Durchmesser, Calystegia dahurica höchstens solche von 2,5 cm. Die riesenhaften Lianen der Tropenländer dagegen vermögen mit ihren Sprossgipfeln dicke Baumstämme zu umwinden. Ferner erklärt sich eine der charakteristischsten Erscheinungen des Windens daraus, dass das letztere eine directe Folge der Circumnutation ist, nämlich die constante Richtung der Windenbewegung. Die Stengel der meisten Schlingpflanzen winden linksum, d. h. wenn der Beobachter sich an die Stelle der umwundenen Stütze versetzt, so muss er sich, um den windenden Stengel nach aufwärts zu verfolgen, links drehen; oder wenn er die Windungen von außen betrachtet, so gehen sie von links unten nach rechts oben. Nur wenige Schlingpflanzen, wie z. B. der Hopfen und die schlingenden Polygonum-Arten winden, aber auch constant, rechtsum. Die Richtung, in welcher der Stengel windet, ist nun stets bestimmt durch die Richtung, in welcher die Circumnutation erfolgt. Diese ist, wie wir oben gesehen haben, im Allgemeinen bei jeder Pflanze constant, und zwar bei den linkswindenden Schlingpflanzen linkswendig, bei den rechtswindenden rechtswendig. Eine einfache Ueberlegung zeigt ja auch, dass, wenn die Windenbewegung eine directe Folge der Nutation ist, ihre Richtung die gleiche sein muss, wie die der letzteren.

Die obersten Schraubenwindungen, mit welchen der Sprossgipfel sich um die Stütze schlingt, sind, wie bei ihrer Entstehung durch Nutation nicht anders zu erwarten ist, gewöhnlich horizontal. Indem nun aber der Geotropismus seine Aufwärtskrümmung geltend macht und indem zugleich diese Internodien noch ein weiteres Längenwachsthum erfahren, werden die obersten Windungen passiv an der Stütze hinaufgeschoben und allmählich steiler. Wenn die Stütze hinreichend dick ist, so liegt oft das Knospenende des schlingenden Stengels der Stütze dicht an. Bei dünneren Stützen liegt sie oft ganz lose um dieselben herum oder ist auch wohl scharf hakenförmig eingekrümmt; ist nun in diesem Falle die Spitze gerade gegen die Stütze gekehrt und stemmt sie sich an dieselbe

an, so wirkt dies wie eine Art Greifbewegung, indem durch den Widerstand, den die nach innen strebende Endknospe an der Stütze findet, eine Spannung entsteht, der zufolge der am unteren Contactpunkte befindliche Theil des Stengels nach der Stütze zu gezogen wird und der Contactpunkt am Stengel vorrückt, worauf SCHWENDENER aufmerksam gemacht hat. Sehr oft ist aber die hakenförmige Krümmung des Knospenendes, wenn eine solche überhaupt vorhanden, auch nach anderen Richtungen, also von der Stütze weggerichtet; es kann also diese Bewegung für das Zustandekommen des Windens kein wesentlicher Factor sein.

An jedem windenden Stengel beobachtet man auch Torsionen. Es sind hier zu unterscheiden erstens diejenigen Drehungen, welche aus rein geometrischen Gründen mit jeder schraubenförmigen Krümmung nothwendig verbunden und ihr gegenläufig sind, wovon man an einem Kautschukschlauch, den man in Spiralwindungen um eine Stütze legt, sich überzeugen kann. Außerdem sind aber an den obersten Windungen und oft schon an dem noch nicht aufgewundenen frei schwebenden Sprossgipfel Torsionen zu beobachten, durch welche das Sprossende langsam um seine Axe gedreht wird; es sind dies die oben bei den Nutationen erwähnten auf Wachsthum beruhenden Drehungen, die auch gerade bei den schlingenden Stengeln besonders ausgeprägt auftreten. Sicher sind diese Torsionen nur Nebenerscheinungen, die für das Zustandekommen des Windens nicht wesentlich sind; aber es ist nicht zu leugnen, dass durch sie der bereits um die Stütze gewundene Stengel an dieser besser befestigt wird. Auch das durch die geotropische Aufwärtskrümmung und durch das noch andauernde Längenwachsthum bedingte Steilerwerden der oberen Windungen bewirkt, dass die letzteren straffer an die Stütze angezogen werden.

Durch die Erkenntniss, dass das Winden wesentlich durch die Nutationen hervorgebracht wird, ist es gerechtfertigt, dass wir diese Bewegung ebenfalls zu den autonomen gestellt haben. Es ist denn auch nichts davon bekannt, dass etwa äußere Kräfte einen inducirenden Einfluss hierbei ausübten. Ein Reiz in Folge von Berührung durch die Stütze, wie bei den Rankenbewegungen (§ 61), wird auf den schlingenden Stengel nicht ausgeübt. Die von KOHL angeführten Beobachtungen scheinen mir keinen wirklichen Beweis zu liefern für das Bestehen eines Reizes, welcher die Folge länger dauernder Berührung sei und in einer Verminderung des Längenwachsthums der berührten Stengelseite seinen Ausdruck finde. Die Qualität der Stützen ist ohne Einfluss. Das Licht ist weder eine Bedingung für das Winden, noch hat die Richtung der Beleuchtung auf dasselbe irgend einen namhaften Einfluss. Auch in vollständiger Finsterniss erfolgen die windenden Bewegungen. Ja die Schlingstengel sind gerade auffallend durch ihre schwache heliotropische Reizbarkeit, was augenscheinlich vortheilhaft für sie ist, weil sie sonst bei einseitiger Beleuchtung von den Stützen abgelenkt werden würden; nur insofern ist bei einigen Schlingpflanzen eine schwache Lichtempfindlichkeit vorhanden, als bei einseitiger Beleuchtung die dem Lichte zugewendete Bahn

einer Windung etwas schneller, als die dem Lichte abgewendete durchlaufen wird.

Literatur. H. v. Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827. — H. de Vries, Zur Mechanik der Bewegung von Schlingpflanzen. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. 1874. pag. 317. — Darwin, The Movements and Habits of Climbing Plants. London 1875. — Schwendener, Ueber das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, December 1881. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII. — Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 803. — Kohl, Beiträge zur Kenntniss des Windens. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XV. 1884. pag. 327. — Ambronn, Zur Mechanik des Windens. Ber. d. math.-phys. Classe d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1884—85. — Wortmann, Botan. Zeitg. 1886. Nr. 16, 35, 36.

§ 58. III. Die periodischen Bewegungen oder Schlafbewegungen. Wenn erwachsene Laubblätter oder Blumenblätter in gewissen Zeiträumen rhythmisch hin- und hergehende Bewegungen machen, die auch bei ganz constanten äußeren Bedingungen immer fortgehen, so nennt man dies periodische Bewegungen. Der Umstand, dass sie eben am erwachsenen Blatte stattfinden, ja dass sie eigentlich erst hervortreten, wenn dasselbe die Zeit seines Knospenzustandes und seines Wachsthums hinter sich hat, unterscheidet sie von den Nutationen. Sehr oft zeigen die Perioden dieser Bewegungen eine Beziehung zu den Tageszeiten, ja sie fallen bisweilen mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammen. Aus diesem Grunde hat man sie auch Schlafbewegungen, tägliche oder nyctitropische Bewegungen genannt. Die Blätter befinden sich dann also bei Nacht in einer anderen Stellung als bei Tage, und man unterscheidet dies als Tag- und Nachtstellung. Der Vergleich mit dem thierischen Schlafe, der den alten Physiologen bei jener Namengebung sich aufdrängte, hat allerdings insofern etwas Zutreffendes, als die betreffenden Organe während der Nacht gewisse Functionen nicht ausüben, zu denen sie während des Tages befähigt sind. Doch lernen wir zunächst das Aeußerliche dieser Erscheinungen kennen.

Unter den Laubblättern sind es besonders die zusammengesetzten Blätter der Papilionaceen und Mimosaceen, der Oxalis- und der Marsilia-Arten, an denen periodische Bewegungen zu beobachten sind. Die sogenannten Gelenke, mit welchen hier die Blättchen an dem gemeinsamen Blattstiele sitzen, sind die beweglichen Stellen. Am Tage stehen die Blättchen ausgebreitet, dem Lichte dargeboten; nach Sonnenuntergang finden wir sie in einer anderen Stellung; sie haben sich zusammengeschlagen, so dass sie in einer der Verticalen genäherten Stellung sich befinden. Bei genauerem Nachsehen überzeugen wir uns, dass die erwähnten Gelenke es sind, welche durch entsprechende Krümmungen die Blättchen in die Nachtstellung versetzt haben. Mit Tagesanbruch kehren dann die Foliola wieder in die Tagesstellung zurück, indem die Krümmung ihrer Gelenke wieder in die entgegengesetzte übergeht. Die Nachtstellung ist eine je nach Species verschiedene: bei Trifolium und den kleeartigen Pflanzen überhaupt, sowie bei Marsilia schlagen sich die Blättchen

am Abend nach oben zusammen: bei Mimosa, Acacia, Arachis, Erythroxylon etc. legen sie sich gegen die Blattspitze hin ebenfalls mit der Oberseite auf einander; dagegen sind bei Robinia, Cassia, Desmodium, Phaseolus, Lupinus, Oxalis etc. in der Schlafstellung die Foliola nach abwärts geschlagen. Bei manchen der genannten Pflanzen, wie bei Phaseolus, Robinia, Mimosa etc. hat auch der Hauptblattstiel an seiner Basis, mit welcher er am Stengel inserirt ist, ein solches Gelenk, welches durch entsprechende Krümmung das ganze Blatt hebt oder senkt (Fig. 201). Soweit die hier genannten Blätter auf Stoßreize empfindlich sind (§ 60), entspricht also die Nachtstellung ihrer Reizstellung.



Fig. 201. Blatt von Phaseolus multiflorus in der Nachtstellung; *a* das große basale Bewegungsorgan des Blattstieles *dd*; *bc* die kleinen Gelenke der drei Foliola *eec*. Nach Sachs.

Um uns zunächst eine klare Vorstellung von den Bewegungsorganen selbst, als die wir soeben die Gelenke bezeichnet haben, zu machen,

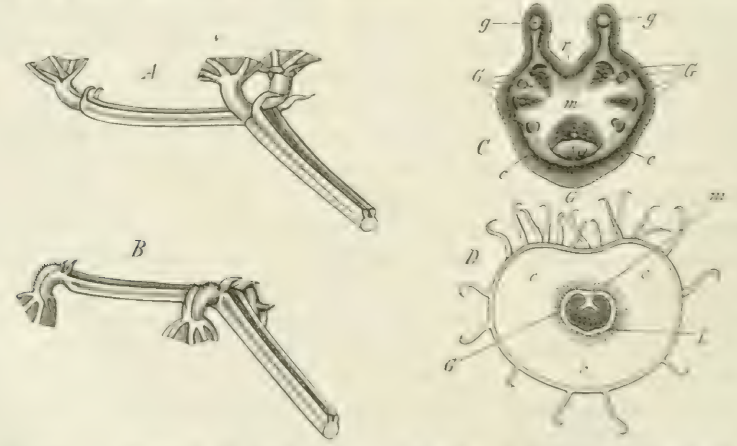


Fig. 202. Oberer Theil des Blattstieles von Phaseolus mit den drei Gelenken der (hier abgeschnittenen) Foliola; *A* in der Tag-, *B* in der Nachtstellung. Nach Sachs.

Fig. 203. *C* Querschnitt durch den unbeweglichen Theil des Blattstieles von Phaseolus; *D* Querschnitt durch ein Gelenk. Schwach vergrößert. Erklärung im Texte. Nach Sachs.

betrachten wir ein Blatt von Phaseolus, wie es unsere Figur 201 in der Nachtstellung versinnlicht. Die Stücke *dd* des Blattstieles sind steif, desgleichen die Spreitentheile der Blättchen *ee*; aber bei *a* liegt das Gelenk des Blattstieles, welches jetzt den letzteren aufgerichtet hat, ihn aber am Tage wieder sich senken lässt, indem es an seiner Oberseite ein wenig sich verlängert. Bei *b* und *c* sehen wir die Gelenke der Foliola; sie haben jetzt die letzteren nach unten gekrümmt; aber indem sie eine kleine Verlängerung an ihrer Unterseite erleiden, erheben sie dieselben wieder in ausgebreitete Lage, wie es in der Tagstellung der Fall ist. Die entsprechenden Krümmungen der Gelenke der Foliola werden durch die Fig. 202 noch deutlicher gemacht werden. Die Gelenke aller periodisch beweglichen Blätter sind kurze, walzenförmige, saftreiche, etwas dunkler grün gefärbte Stücke des Blattstieles. Wie nun die Beweglichkeit derselben in ihrem eigenartigen anatomischen Baue bedingt ist, wird die Vergleichung desselben mit demjenigen des unbeweglichen Theiles des Blattstieles in Fig. 203 klar machen. Der letztere zeigt auf dem Querschnitte *C* eine Anzahl in weitem Kreise um ein saftiges Mark *m* stehende Gefäßbündel *G*, von schmaler grüner Rinde *c* umgeben, und außerdem zwei dünnere Gefäßbündel *g* in den Rändern der rinnenförmigen Vertiefung *r*, welche der Stiel auf seiner Oberseite besitzt. Es ist klar, dass hier wegen der starren Gefäßbündel, welche das Mark rings umgeben, eine Krümmung des letzteren nach einer Seite unmöglich ist. Ganz anders erscheint der Querschnitt *D* des Gelenkes; hier sind sämmtliche Gefäßbündel zu einem centralen Strange *G* zusammengetreten, während aus Mark und Rinde eine sehr saftige stark turgescirende Parenchymmasse *c c c* geworden ist, welche ringsum gleichmäßig den Hauptbestandtheil des Gelenkes ausmacht. Da nun hier die nicht dehnsamen Gefäßbündel in die neutrale Axe gerückt sind, so hindern sie eine Krümmung dieses Organes nicht, sobald die Gewebemasse *c* auf der einen Seite sich durch erhöhte Turgescenz stärker in die Länge ausdehnt, als auf der entgegengesetzten Seite. In der That beruhen die Bewegungen dieser Gelenke auf einem an den entgegengesetzten Seiten eintretenden Wechsel der Turgescenz des Parenchymmantels. Der letztere stellt ein äußerst kräftiges Schwellgewebe dar, welches gegen den centralen Gefäßbündelstrang in hoher Gewebespannung sich befindet. In Folge der starken Turgescenz seiner saftreichen Zellen sucht sich der Parenchymmantel mit Gewalt auszudehnen, woran er aber durch den zähen Gefäßbündelstrang verhindert wird. Dadurch gewinnt auch das ganze Gelenk einen hohen Grad von Festigkeit, durch die es im Stande ist, das Gewicht des Blattstieles und der Blättchen zu tragen. Die im Gelenk bestehende Gewebespannung erkennt man auch, wenn man eine Längsplatte daraus darstellt und dieselbe der Länge nach durch den Gefäßbündelstrang halbirt: die Hälften krümmen sich dann sehr stark concav an der Innenseite, wo der zähe Strang liegt. Es ist nun leicht begreiflich, dass auch an dem intacten Gelenk eine Krümmung eintreten muss, wenn die Turgorkraft an der einen Seite größer ist als an der entgegengesetzten. Auf

einem solchen Wechsel beruhen nun in der That, wie Brücke und später genauer Pfeffer nachwiesen, die periodischen Bewegungen der Gelenke. Es lässt sich nämlich feststellen, dass auch nach zahlreichen Auf- und Abwärtskrümmungen keine bleibende Verlängerung des Gelenkes eintritt, dass also nur durch Vermehrung oder Verminderung des Wassers ein Länger- und Wiederkürzerwerden der Gelenkhälften erfolgt. Darum kann man auch die nächtlichen Bewegungen durch Einlegen der Theile in Salzlösungen, also durch Aufhebung des Turgors, rückgängig machen. Es ist nun von Millardet und Pfeffer festgestellt worden, dass in der Dunkelstellung die Straffheit des ganzen Gelenkes, also der Gesammtturgor oder Wassergehalt desselben sich vergrößert und umgekehrt bei Beleuchtung sich vermindert. Dies ist besonders auf folgendem Wege ermittelt worden. Das Eigengewicht des Blättchens übt einen gewissen Druck auf das Gelenk, von welchem es getragen wird, und deshalb muss das Blättchen einen gewissen Winkel mit dem Blattstiele bilden. Dreht man das ganze Blatt um 180° herum, so wird jener Winkel um so mehr sich vergrößern, je schlaffer das Gelenk ist, indem dann das Gewicht des Blättchens nach der anderen Seite wirkt. Dieser Winkel ist nun größer bei Blättchen in der Tagstellung als in der Nachtstellung. Es wird also durch Dunkelheit in jeder der beiden antagonistischen Hälften des Gelenkes die Turgescenz größer. Allein diese Veränderungen treten nicht mit gleicher Schnelligkeit in beiden Gelenkhälften ein; in der einen erfolgt die Turgescenzsteigerung rascher, sie wird also zuerst convex und drückt die andere Hälfte passiv zusammen. Umgekehrt nimmt, wenn die Bewegung in die Tagesstellung zurückkehrt, die Turgescenz des ganzen Gelenkes ab, jedoch schneller in der vorher begünstigten Hälfte, so dass nun diese von der anderen passiv zusammengedrückt wird.

Es giebt auch zahlreiche Laubblätter ohne Gelenke, welche während der Nacht eine Schlafstellung annehmen, indem ihre Stiele oder unteren Laminatheile sich so krümmen, dass die Blattspreite in mehr oder weniger verticale Stellung aufgerichtet und dem Stengel genähert wird, wie Batalin und Pfeffer besonders an Impatiens nolitangere, Chenopodium, Atriplex und vielen anderen Pflanzen nachgewiesen haben; selbst an den laubblattartigen Cotyledonen von Trifolium und anderen Papilionaceen, Oxalis, Brassica, Geranium, Stellaria etc. sind solche Bewegungen zu beobachten. Hier, wo keine besonderen Bewegungsorgane in Form von Gelenken vorhanden sind, kommt auch, wie Pfeffer gezeigt hat, die Bewegung auf andere Weise zu Stande, nicht durch Turgoränderungen, sondern durch eigentliches Wachsthum. Die genannten Blätter sind nur so lange dieser Bewegungen fähig, als noch Wachsthum in ihnen stattfindet. Die Bewegung besteht hier nicht in einem periodischen Verlängern und Verkürzen der Ober- und Unterseite, sondern jede mit einer Krümmung verbundene Verlängerung ist eine bleibende; es wächst abwechselnd die eine und die andere Seite stärker in die Länge. Im Grunde dürfte aber vielleicht kein principieller Unterschied von den Turgescenz-Bewegungen der Gelenke vorliegen, wenn wir bedenken, dass

auch das Wachsen von der Turgescenz der Zellen abhängt, und dass also ein stärkeres Wachsen durch Erhöhung der Turgescenz eingeleitet werden wird.

Die hier beschriebenen Schlafbewegungen der Laubblätter stehen in Beziehung zu den natürlichen Functionen dieser Organe. Die ausgebreitete Stellung derselben bei Tage, wobei die Flächen der Blattspreiten dem vollen Lichte dargeboten sind, ist für die Assimilationsthätigkeit derselben eine nothwendige Bedingung, während bei Nacht diese Stellung unnöthig und sogar minder vortheilhaft ist, indem die Blätter in zusammengeschlagener Stellung mehr geschützt sind vor äußeren Beschädigungen; insbesondere hat Darwin gezeigt, dass in kühlen Nächten die grünen Blätter in der verticalen Stellung, die sie im Schlafzustande besitzen, weniger beschädigt werden, als wenn sie gewaltsam in der Tagesstellung festgehalten werden, was wohl auf einer geringeren Abkühlung durch Strahlung beruhen dürfte.

Wir haben nun aber noch eine Bewegung kennen zu lernen, welche unter gewisser Bedingung periodisch an grünen Blättern zu beobachten ist, eine Erscheinung, welche das im Vorausgehenden Erläuterte leicht verwirren könnte und uns jedenfalls zeigt, dass wir es hier mit Vorgängen zu thun haben, welche durch äußere Reize in mannigfacher und schwer zu durchschauender Weise beeinflusst werden, während vom Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit aus auch diese Bewegungen leicht verständlich sind. Wenn wir bisher von der Tagstellung der Laubblätter geredet haben, so ist dabei die Voraussetzung zu machen, dass die Blätter nur von gewöhnlichem hellem Tageslichte getroffen werden. Sind sie jedoch allzustarken directen Sonnenstrahlen ausgesetzt, wie es im Freien an sonnigen Tagen in den Mittagsstunden der Fall ist, so schließen sich während dieser Zeit die Blättchen der zusammengesetzten Blätter der Leguminosen mehr oder weniger, gehen also in eine Art Schlafstellung über. Die letztere ist entweder mit der Nachtstellung übereinstimmend, oder es findet nur mehr ein Zusammenfalten der Blättchen derart statt, dass die beiden zur Seite der Mittelrippe gelegenen Hälften sich aufwärts mehr oder weniger gegen einander krümmen. Man kann dies als Profilstellung der Blätter bezeichnen, denn die Bewegung hat den Zweck, die Blattflächen so zu stellen, dass die heftigen Sonnenstrahlen parallel neben ihnen hingleiten oder sie doch unter sehr spitzem Winkel treffen, wodurch die zu starke Einwirkung des intensiven Lichtes auf das Chlorophyll vermieden wird, was, wie wir früher gesehen haben, in anderen Fällen auch durch das andere Mittel der Bewegung der Chlorophyllscheiben (S. 286) in den Zellen selbst erzielt wird. Auch gewisse Pflanzen mit einfachen Blättern lassen im grellen Sonnenlichte Krümmungen und Torsionen an ihren Blattstielen oder Blattbasen beobachten, welche mehr oder weniger zur Profilstellung führen. Ja bei vielen Pflanzen, wenn sie an sonnigen trockenen Plätzen wachsen, nicht wo sie im Schatten stehen, streben die Blätter dauernd die Verticalstellung anzunehmen. Bei manchen Compositen, wie Lactuca Scariola

etc., geht dies soweit, dass sich sämmtliche Blattflächen eines und desselben Stengels, also gleichgültig an welcher Stengelseite sie sitzen, sich in eine mit dem Meridiane zusammen fallende Ebene stellen, wodurch sie in der vollkommensten Weise vor den heftigen Wirkungen der Mittagssonne sich schützen. Wegen dieser bestimmten Richtung, welche hier die Blätter dauernd annehmen, hat STAHL diese Pflanzen Compasspflanzen genannt.

Längst bekannt sind die Schlafbewegungen der Blumenblätter. Bei manchen Pflanzen sehen wir die Blüthen am Tage geöffnet und gegen Abend sich schließen, indem die Blumenblätter bald in ausgebreiteter Lage sich befinden, bald nach aufwärts sich zusammenlegen. Bei vielen Compositen ist es das ganze Blüthenköpfchen, welches sich durch die aus- und einwärts gehenden Krümmungen der Blumenkronen der Strahlblüthen öffnet und schließt. Besonders charakteristisch für den Blumenschlaf ist der Umstand, dass die Bewegungen zwar auch in täglicher Periode erfolgen, aber im Allgemeinen nicht mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfallen, sondern in andere Tageszeiten, dass sie aber meist für die einzelnen Pflanzenarten zu constanten Tagesstunden eintreten. Schon LINNÉ hat hierauf eine Blumenuhr gegründet, indem er die Pflanzen nach den Tagesstunden des Oeffnens und Schließens ihrer Blüthen ordnete. So sind z. B. die Blüthen geöffnet bei Hemerocallis fulva von früh 5 bis Abends 7 oder 8 Uhr, bei Nymphaea alba von früh 7 bis Nachmittags 5 Uhr, bei Calendula von früh 9 bis Nachmittags 3 Uhr, beim Flachs von früh 5 Uhr bis etwa Mittags, bei Lactuca sativa und manchen verwandten Compositen nur von früh 7 bis früh 10 Uhr; Cactus grandiflorus hält nur von Abends bis Mitternacht seine Blüthen geöffnet. Indessen werden diese Bewegungen auch durch die gerade herrschenden Witterungsverhältnisse beeinflusst; manche Pflanzen öffnen ihre Blüthen gar nicht an solchen Tagen, wo das Wetter trübe oder kühl ist. Wir werden die Erklärung hierfür bei der Betrachtung der Ursachen dieser Bewegungen gewinnen.

Was den Mechanismus der Schlafbewegungen der Blumenblätter anlangt, so hat PFEFFER nachgewiesen, dass auch sie beruhen auf einem periodisch veränderten Längenwachsthum der Außen- und Innenseite des unteren Theiles der Blumenblätter, welcher durch seine entsprechenden Krümmungen diese Bewegungen ausführt, und welcher thatsächlich während der Zeit des Aufblühens im Längenwachsthum noch etwas fortfährt.

Dass auch bei den Blüthen die Schlafbewegungen in naher Beziehung zur Function dieser Organe stehen, ist leicht einzusehen. Das Geöffnetsein am Tage hat bei allen diesen Blüthen den Zweck, sie dem Besuche derjenigen Insecten offen zu halten, welche die Uebertragung des Blüthenstaubes von einer Blüthe zur anderen zu besorgen haben. Die Tagesstunden, in welchen die Blüthen gewisser Pflanzen geöffnet sind, fallen mit der Flugzeit der betreffenden besonderen Insecten zusammen, welche die Bestäubung übernehmen, was namentlich bei den in der Dämmerung oder in der Nacht blühenden, von nächtlichen Insecten besucht-

werdenden Blumen zutrifft. Das Geschlossensein der meisten periodisch beweglichen Blumen bei Nacht ist in mehrfacher Beziehung vortheilhaft. theils wegen Fernhaltung unberufener Gäste, theils wegen des Schutzes vor Kühle, Thau oder Regen. und ebenso ist bei den je nach Gunst oder Ungunst der Witterung sich öffnenden oder nicht öffnenden Blüthen die Zweckmäßigkeit der Bewegung in die Augen springend.

Was die Ursachen der Schlafbewegungen anlangt, so haben wir die letzteren als die Resultirende von zwei Kräften zu betrachten. Im Grunde haben wir es auch hier mit autonomen Bewegungen zu thun, die als Folgen eines nicht näher erklärten spontanen periodischen Wechsels des Turgors eintreten. Zugleich sind sie aber insofern paratonische Bewegungen, als der periodische Wechsel gewisser äußerer Einflüsse. als Reiz dergestalt auf sie einwirkt, dass er in seinem Sinne den Rhythmus der Bewegungen zu reguliren sucht. Um diejenige Componente, die wir hier als die spontane Bewegung bezeichnet haben, zu erkennen, muss man eine Pflanze mit beweglichen Laubblättern, z. B. Trifolium. Oxalis. ununterbrochen in einem dunklen Raume stehen lassen; man sieht dann die Blättchen in beständiger Auf- und Niederbewegung: nach Verlauf einiger Stunden sind sie ungefähr in der Nacht- und abwechselnd in der Tagstellung. Diese periodischen Bewegungen sind also am nächsten verwandt mit den Nutationen; sie bestehen wie diese in einem abwechselnden Steigen und Sinken des Turgors zweier gegenüberliegenden Seiten. und sind ebensowenig bis jetzt weiter erklärbar wie jene. Es verdient nur noch hinzugefügt zu werden, dass die beiden bei der Bewegung antagonistischen Seiten durch die Bilateralität dieser Organe (S. 413) mit bestimmt sind, denn es sind dies immer die morphologisch obere und untere Seite der Blattgelenke, der Blattstiele. der Blumenblätter und Blumenkronen.

Der zweite Factor. welcher bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen mit eingreift, ist der Lichtreiz, und zwar liegt hier die Reizursache in den Schwankungen der Lichtintensität. Nicht das Licht als constante Kraft. und nicht die Richtung, in welcher das Licht die Pflanze trifft. wirkt hier, wie bei den heliotropischen Bewegungen (§ 64), die bei den nämlichen Blättern auch vorkommen, als Reiz. sondern die Zunahme und Abnahme des Lichtes. wie sie durch Tag und Nacht gegeben ist. In den meisten Fällen ist der Lichtreiz von stärkerer Wirkung. als die autonomen Bewegungen. so dass die letzteren in ihrem Zeitmaße in volle Abhängigkeit von dem täglichen Lichtreize treten. d. h. dass die Schlafbewegung mit der Abnahme der Lichtintensität. die Wachbewegung mit der Zunahme derselben eintritt. Ja bei solchen Pflanzen. deren Blättchen gar keine autonomen Bewegungen zu machen scheinen, wie nach Pfeffer Acacia, ist der Lichtreiz der einzig wirkende Factor. Man kann sich sehr leicht von dieser Beherrschung der periodischen Bewegungen durch den Lichtreiz überzeugen, wenn man zu einer beliebigen Zeit am Tage. z. B. eine Mimosa, Robinia. Phaseolus oder andere Leguminose. plötzlich verdunkelt: die Blätter treten dann nach 1/2 bis 1 Stunde in die Nacht-

stellung; und lässt man dann am Tage wieder Licht zutreten, so nehmen die Blätter zum zweiten Male ihre Tagstellung ein. Durch künstliche Beleuchtung in der Nacht und Verdunkeln am Tage kann man Schlafen und Wachen bei diesen Pflanzen umkehren. Nicht immer aber ist der durch den Beleuchtungswechsel bedingte Reiz der stärkere Factor, sondern es kann auch die autonome Periodicität stärker sein. In ganz auffallender Weise zeigt sich dies bei der Papilionacee Hedysarum gyrans, deren Blättchen, gleichgültig ob sie beleuchtet oder verdunkelt sind, immerwährend im Laufe weniger Minuten ihre periodischen Auf- und Abbewegungen fortsetzen.

Schon hieraus wird es begreiflich, dass die Resultirende beider Bewegungen je nach Pflanzenarten eine verschiedene sein muss, und dass ein genaues Coincidiren der Tag- und Nachtstellung mit den Tages- und Nachtstunden nicht überall nothwendig zu erwarten sein wird. Es kommt aber noch etwas hinzu, was auf den schließlich resultirenden Rhythmus der Bewegungen Einfluss haben muss. Es ist dies eine Nachwirkung des Lichtreizes. Wenn man gewisse Pflanzen mit nyctitropischen Blättern, z. B. eine Mimosa, längere Zeit in constanter Dunkelheit stehen lässt, so sieht man, dass ihre Blätter in den ersten Tagen, trotzdem dass kein neuer Lichtreiz sie getroffen hat, doch noch ungefähr zur richtigen Zeit am Abend in die Schlafstellung, am Morgen in die Tagstellung treten, und erst nach einer Reihe von Tagen fangen die Bewegungen an, unregelmäßig zu werden, und hören allmählich auf. Den gleichen Erfolg beobachtet man, wenn man eine solche Pflanze tagelang constant beleuchtet. Wir haben hier die pendelartig hin- und hergehende Nachwirkung vor uns. Es entsteht also, wie Pfeffer dargelegt hat, die gewöhnliche Tagesperiode, das Schlafen und Wachen, indem sich die täglich wiederkehrenden Lichtschwankungen mit den Nachwirkungen combiniren. Haben die Blätter am Abend ihre Nachtstellung eingenommen, so erfolgt noch während der Dunkelheit als Gegenwirkung die Tendenz, in die Tagesstellung überzugehen, und trifft nun am Morgen das Licht ein solches Blatt, so wirkt auch dieses in demselben Sinne: Nachwirkung und directer Lichteinfluss combiniren sich also, und ebenso Nachwirkung und directer Einfluss von Dunkelheit.

Eine Pflanze, welche in constanter Dunkelheit endlich ihre Bewegungen eingestellt hat, ist für plötzliche Erhellung nicht mehr empfindlich, sie ist d u n k e l s t a r r; doch kann sie durch andauernde Beleuchtung wieder in den beweglichen Zustand zurückkehren. Hat die Pflanze dagegen in constanter Beleuchtung ihre Bewegungen aufgegeben, so bringt eine nun folgende Verdunkelung sofort einen Reiz hervor und die Blätter beginnen ihre Bewegungen. Die Beleuchtung ist also eine Bedingung des für Lichtwechsel reizbaren Zustandes, den man deshalb als P h o t o t o n u s im Gegensatz zur Dunkelstarre bezeichnet. Uebrigens tritt auch in Folge niedriger Temperatur ein Starrezustand, eine K ä l t e s t a r r e ein: die Blätter der Mimosa stellen ihre periodischen Bewegungen ein, wenn die Temperatur unter 15° C. sinkt. Und ebenso gerathen sie in eine

vorübergehende Wärmestarre, wenn die Temperatur 40° C. überschreitet.

Unter den verschieden brechbaren Strahlen des Sonnenspectrums haben die stark brechbaren, also die blauen und violetten, die stärkste Wirkung bei den Schlafbewegungen. Sie wirken wie volles Tageslicht, während, wenn die Pflanzen einem vorwiegend aus gelben und rothen Strahlen bestehenden Lichte ausgesetzt werden, ihre Blätter die Schlafstellung annehmen; die Pflanze empfindet also hierbei das rothe Licht wie Dunkelheit.

Während bei den Laubblättern das Licht als einzige Reizursache der Schlafbewegungen wirkt, tritt bei den Blumenblättern auch die Temperatur mehr oder weniger als zweite Reizursache hinzu, und zwar in dem Sinne, dass Temperaturerhöhung das Oeffnen der Blüthe, also die Auswärtskrümmung der Blumenblätter, Abkühlung dagegen das Schließen der Blüthe nach sich zieht. Am größten und den Lichtreiz weit überwiegend ist, wie Hofmeister gezeigt hat, dieser Einfluss bei den Blüthen von Crocus und Tulipa. Bringt man dieselben in einen dunklen Kasten, aber unter gleichzeitiger mäßiger Erwärmung, so öffnen sich diese Blüthen sehr schnell, und bei Abkühlung schließen sie sich auch am Lichte. Aber bei einer constanten günstigen Temperatur reagiren auch diese Blüthen auf Beleuchtungswechsel in gewöhnlicher Weise. Bei den meisten anderen Blüthen scheinen Temperaturschwankungen auch von Einfluss, aber gegenüber den Wirkungen des Lichtreizes viel schwächer zu sein. Unter gewöhnlichen Umständen summiren sich also bei den Blüthen die Wirkungen der Dunkelheit und der nächtlichen Kühle, sowie andererseits diejenigen des Lichtes und der höheren Tagestemperatur. In dem verschiedenen Temperaturreiz haben wir wieder einen neuen Factor, der wenigstens bei den Blüthen das Zustandekommen der täglichen Periode beeinflusst; und es ist darum nicht unbegreiflich, wie gerade die Schlafbewegungen der Blüthen zu sehr verschiedenartigen Tagesstunden eintreten, auch dass sich manche Blüthen, wie eben die von Crocus, Tulipa und andere, an kühlen, trüben Tagen gar nicht öffnen, oder durch plötzlichen Witterungswechsel zu beliebiger Tageszeit sich schließen.

Der innere Zusammenhang zwischen Licht- oder Temperaturschwankung einerseits und der Turgescenz der Zellen der Bewegungsorgane andererseits ist uns verborgen. Da wir von den analogen, auf Erschütterung eintretenden Reizbewegungen der Mimosen etc. wissen, dass die Erschlaffung des Gelenkes beruht auf einer Veränderung in der Molecularstructur des Protoplasmas, welches dadurch filtrationsfähiger wird, d. h. Wasser austreten lässt und dadurch die Verminderung des Turgors der Zelle bedingt, so ist es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass auch allen periodischen Bewegungen eine durch den Licht- und Temperaturreiz bedingte Veränderung der Molecularstructur des Protoplasmas, insbesondere seiner Filtrationsfähigkeit, zu Grunde liegt. Wir können also annehmen, dass eine Steigerung der Lichtintensität das Protoplasma in den Zellen der periodisch beweglichen Organe ein wenig filtrationsfähiger macht, so dass

ein kleines Quantum Wasser in die benachbarten Theile eintritt, wogegen bei Verdunkelung die Filtrationsfähigkeit des Protoplasmas abnimmt, wodurch eine größere Turgescenz der Zellen erreicht wird. Warum freilich, was die Hauptsache ist und erst die eigentliche Bewegung zu Stande kommen lässt, diese Aenderungen immer in der einen Gelenkhälfte rascher als in der entgegengesetzten eintreten, bleibt dabei zunächst unerklärt.

Literatur. PFEFFER, Periodische Bewegungen. Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873 und 1875, woselbst auch die ältere Literatur zu finden. — SACHS, Ueber das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis. Botan. Zeitg. 1857. pag. 793. — Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora 1863. Nr. 29. — Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage. Leipzig 1874. pag. 844. — HOFMEISTER, Flora 1862. pag. 516. — P. BERT, Mém. de la soc. des sc. phys. et natur. de Bordeaux. 1866. — MILLARDET, Nouv. recherches sur la périodicité de la tension. Mém. de la soc. nat. de Strassbourg 1869. — BATALIN, Ueber die Ursachen der periodischen Bewegungen der Blumen- und Laubblätter. Flora 1873. pag. 433. — DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881. pag. 240 etc. — HILBURG, Ueber Turgescenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen. I. Heft 1. pag. 23. — STAHL, Ueber den Einfluss der Beleuchtung auf das Wachsthum der Pflanzen. Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Medic. u. Naturwiss. Jena 1883. — Ueber sogenannte Compasspflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XV. Jena 1881. — KORSCHINSKY, Ueber die Blattstellung von Tanacetum vulgare und Lactuca Scariola. Refer. in Botan. Centralbl. XXII. 1885. pag. 200.

C. Die Reizbewegungen.

§ 59. **Das Wesen der Reizbarkeit.** Wir haben schon S. 426 die Reizbewegungen dahin charakterisirt, dass sie Reactionen der Pflanze sind auf Einwirkungen, welche dieselbe von außen treffen, Reactionen, die man also willkürlich hervorrufen kann, wenn man die betreffenden Reize auf die Pflanze wirken lässt. Wir haben es also hier mit Erscheinungen der Pflanze zu thun, welche an die Natur der Thiere erinnern, die ja auch gegen äußere Reize in bestimmter Weise reagiren. Wie man sich diese Reizbarkeit bei den Pflanzen eigentlich vorzustellen hat, wird Derjenige schon leichter erfassen, welcher den vorigen Paragraphen studirt hat. Wir haben dort Bewegungen kennen gelernt, welche an und für sich rein autonomer Natur sind, und welche beruhen auf einer ungleichen Quantität einer in der Pflanze selbst liegenden, mit ihrer Natur unzertrennlich zusammenhängenden Thätigkeit, des Turgors oder des Wachsthums. Wir haben aber gesehen, dass die Quantität dieser Thätigkeiten nach einem gewissen Plane zugleich durch äußere Einwirkungen beeinflusst werden kann, die daher als Reize auf diese Thätigkeiten wirken. Es wird also durch den Reiz nicht etwas specifisch Neues in der Pflanze geschaffen, sondern eine schon ohnehin in der Pflanze bestehende Thätigkeit macht sich quantitativ nach einem bestimmten Plane von der äußeren Einwirkung abhängig. Die einzelnen Pflanzentheile haben außer den verschiedenen Eigenthümlichkeiten, wie sie sich in Entwickelungs-

Wachsthums- und Gestaltungsweise aussprechen, auch die Eigenschaft angenommen, gewissen äußeren Reizen gegenüber auch immer in bestimmter Weise zu reagiren. Reizursache und Reizwirkung sind daher auch an den verschiedenen Pflanzentheilen keineswegs einander gleich. Und darin liegt hier gerade das für die Erklärung des Zusammenhanges zwischen Ursache und Wirkung anscheinend Erschwerende. Wir sehen, dass eine und dieselbe Reizursache, z. B. das Licht oder die Schwerkraft, auf das Wachsen des einen Pflanzentheiles die gerade entgegengesetzte Wirkung ausübt und somit auch die entgegengesetzte Bewegung hervorbringt, als auf ein anderes Organ der nämlichen Pflanze. Und doch kann dies eigentlich nichts Befremdendes haben, sobald wir nur bedenken, dass auch in vielen anderen Lebensthätigkeiten die Pflanze ebenso disproportional gegen äußere Reize reagirt, dass z. B. das Licht an dem einen Pflanzentheile zur Erzeugung gewisser Farbstoffe anreizt, oder den Wachsthumsprocess in ganz specifischer Weise beeinflusst, was es an anderen Pflanzentheilen nicht thut. Und wie diese ungleichen Reactionen der Pflanzen gegen äußere Kräfte immer eine unverkennbare Zweckmäßigkeit bekunden, so ist es auch bei allen den verschiedenartigen Reizbewegungen, welche die Pflanzentheile ausführen; dieselben sind oft von überraschender Zweckmäßigkeit und in vielen Fällen für die Existenz und die Function des betreffenden Pflanzentheiles geradezu unentbehrlich. Wir werden uns z. B. überzeugen, dass, wenn Pflanzentheile durch das Licht oder durch die Schwerkraft zu Bewegungen veranlasst werden, durch die sie aus dem Boden oder aus dem Wasser an die Luft und an's Licht zu kommen gezwungen werden, dies allemal ihren Existenzbedingungen und ihren Arbeitsbedürfnissen entspricht, und dass bei solchen Pflanzentheilen, welche durch Licht oder Schwerkraft nach unten, in den Erdboden hinein oder nach dunklen Stellen hin gelenkt werden, dies wiederum die ihren Bedürfnissen entsprechenden Orte sind.

Es ist daher auch ein völlig aussichtsloses Bemühen, welches sich manche Forscher gegeben haben, die Reizbewegungen einfach physikalisch erklären zu wollen, indem sie sich dachten, dass die als Reiz wirkenden Bewegungen des Lichtäthers oder die Massengravitation in einer physikalisch analysirbaren Weise sich unmittelbar umsetzen in die molecularen Processe, aus denen das Wachsen besteht. Da die Lichtschwingungen oder die Gravitation und andererseits das Wachsen immer das Gleiche sind, so müsste, wenn beide in rein physikalischer Weise unmittelbar in einander griffen, auch die Wirkung immer eine gleichsinnige sein. Aber die Disproportionalität zwischen Ursache und Wirkung, also der Umstand, dass Licht, Schwerkraft u. dergl. an verschiedenen Pflanzentheilen das Wachsen in der gerade entgegengesetzten Weise beeinflussen, schließt die Möglichkeit einer solchen Erklärung einfach aus.

Vielmehr nehme ich an, dass auch bei der Pflanze die Empfindung und die Reaction zwei von einander getrennte Dinge sind. Die Empfindung eines und desselben Reizes ist überall die gleiche, aber die Reaction dagegen fällt verschieden aus. Das lebende Protoplasma ist übaerll der

Empfänger des Reizes, aber es reagirt darauf je nach der Eigenartigkeit, die ihm in den verschiedenen Pflanzentheilen zukommt, in verschiedener Weise. Durch diese Auffassung wird die Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung in der einfachsten Weise begreiflich. Dass die Empfindung des Reizes und die Reaction auf denselben zwei völlig getrennte Actionen sind, sieht man auch an der zeitlichen Nachwirkung, die sich bei diesen Reizen geltend macht. Man versteht darunter die Erscheinung, die wir unten noch specieller kennen lernen werden, dass, wenn man einen Reiz auf die Pflanze einwirken lässt, denselben aber aufhebt, ehe noch die entsprechende Reizbewegung eingetreten ist, die letztere sehr oft dennoch hinterher in der dem nun nicht mehr wirkenden Reize entsprechenden Weise erfolgt. Denn so groß wie bei den Thieren ist im Allgemeinen die Geschwindigkeit lange nicht, womit Reizursachen bei den Pflanzen ihre entsprechenden Wirkungen hervorrufen. Während bei den Thieren Empfindung oder Reflexbewegung und Reizursache fast momentan sich folgen, vergehen z. B. bei den heliotropischen und geotropischen Bewegungen der Pflanzentheile meistens Stunden, ehe die Reizursache eine entsprechende Bewegung hervorruft.

Worin eigentlich die unmittelbare oder primäre Reaction der Pflanze gegen den empfangenen Reiz besteht, die dann die Bewegung zur weiteren Folge hat, darüber sind die Ansichten noch zu keinem Abschlusse gelangt. Da man weiß, dass die periodischen Bewegungen, die ja auch durch äußere Reize beeinflusst werden, sowie die durch Stoßreize hervorgerufenen Bewegungen durch Aenderungen der Turgescenz bedingt werden, also dadurch, dass das Protoplasma seine Filtrationsfähigkeit für den eingeschlossenen Zellsaft ändert, so ist der besonders von DE VRIES und PFEFFER verfolgte Gedanke nicht unberechtigt, dass bei den anderen Reizbewegungen, wo die Krümmung des Pflanzentheiles durch modificirtes Wachsthum der beiden antagonistischen Seiten desselben zu Stande kommt, wie beim Geotropismus, bei den Contactreizen etc., das Primäre gleichfalls in Differenzen der Turgorausdehnung liege und die dadurch erzeugte Krümmung hinterher erst durch Wachsthum, d. h. durch Einlagerung von Zellhautmolekülen in die durch den Turgor gedehnte Membran fixirt werde. Neuerdings haben KOHL und besonders WORTMANN, namentlich für die geotropischen, heliotropischen, hydrotropischen und für die durch Contactreize verursachten Bewegungen eine andere Vorstellung zu begründen versucht. Nach ihren Beobachtungen soll an der bei diesen Krümmungen concav werdenden Seite das Protoplasma in den Zellen sich reichlicher ansammeln, während es in den Zellen der convex werdenden Seite sich vermindert; diese Protoplasmavertheilung geschehe durch eine Wanderung des Protoplasmas vermittelst der zwischen den Zellen bestehenden Verbindungsfäden desselben. Weiter soll in den Zellen der concaven Seite auch eine stärkere Verdickung der Membranen eintreten; naturgemäß müsse derselbe Turgordruck von innen die dünneren Membranen der convexen Seite mehr dehnen als die dickeren der concaven Seite, und eine Krümmung nach der letzteren hin müsse die Folge sein. Gegen diese Hypothese hat sich vielleicht nicht mit Unrecht ELFVING gewendet, indem er Protoplasmaanhäufung und Wandverdickung nicht als Ursache, sondern als Folge der Krümmung erklärt. NOLL sieht die primäre Reizwirkung in einer Zunahme der Dehnbarkeit der Membranen an der convexen Seite, in Folge deren der Turgor die Zellen dieser Seite stärker zu dehnen vermöge. Dieser Anschauung hat sich nun jüngst auch WORTMANN im Wesentlichen angeschlossen. Er sieht in der erhöhten Dehnbarkeit der Membran auf der Convexseite die Folge einer verminderten Membranbildung daselbst; nimmt man nun an, dass in dem Gesammtverhältniss der Membranproduction sich nichts

ändert, so wäre auch die Membranverstärkung auf der Concavseite als die natürliche Folge der verminderten Membranbildung auf der Convexseite erklärlich. Die Membran der späteren Convexseite wird also durch den gleichbleibenden Turgor mehr gedehnt und erhält eine größere Länge.

Wie aber die Empfindung des Reizes bei der Pflanze geschieht, darüber haben wir keine Vorstellung. Das, wovon soeben die Rede war, wie überhaupt alles, was wir direct beobachten können, gehört bereits zur Reaction. Das Protoplasma muss aber einen Sinn für Licht, für Schwerkraft etc. haben, denn so können wir füglich die Thatsache ausdrücken, dass diese Reize im Protoplasma zur Perception kommen.

§ 60. I. **Die auf Stoßreize eintretenden Krümmungsbewegungen.** Es giebt einige Pflanzentheile, welche in Folge eines einmaligen mechanischen Reizes, nämlich wenn sie erschüttert oder berührt werden, sofort eine bestimmte Bewegung ausführen. Man hat diese Pflanzen daher als eigentlich *reizbare* oder *sensitive* bezeichnet; und diese an die Reflexbewegungen der Thiere am meisten erinnernden Erscheinungen haben darum schon seit früher Zeit als besondere Merkwürdigkeiten gegolten, während wir jetzt über den Mechanismus gerade dieser Bewegungen in der genauesten Weise unterrichtet sind.

Hierher gehören zunächst manche durch Gelenke bewegliche zusammengesetzte Blätter von Leguminosen und Oxalideen. Nicht alle, aber einige dieser mit Schlafbewegungen begabten Pflanzen zeigen die Eigenthümlichkeit, dass ihre Blätter in Folge einer genügend starken Erschütterung meist sehr rasch in diejenige Stellung übergehen, welche ungefähr der Schlafstellung entspricht. Die auffallendste und am genauesten untersuchte Pflanze in dieser Beziehung ist die in den Tropenländern verbreitete, in unsern Gewächshäusern leicht aus Samen cultivirbare Mimosa pudica. Am Tage stehen die Blätter dieser Pflanze mit ihren Theilen ziemlich in einer Ebene ausgebreitet; werden sie berührt, so schlagen sie sich sofort zusammen: der Hauptblattstiel senkt sich herab, die am Ende desselben stehenden secundären Blattstiele nähern sich einander und die daran sitzenden Fiederblättchen legen sich nach vorn und oben zusammen, wie es aus der Fig. 204, S. 452 ersichtlich ist. Die Pflanze erscheint jetzt ungefähr wie in der Schlafstellung; nur ist die Bewegung hier noch in stärkerem Grade als dort erfolgt. Denn auch in der Schlafstellung ist die Mimose auf Stoßreize noch empfindlich, indem namentlich die Blattstiele hierbei noch weiter sich senken und zusammenlegen. Alle beweglichen Theile dieser Blätter zeigen an ihrer Basis solche Gelenke, wie wir sie bei den Schlafbewegungen als die Bewegungsorgane näher kennen gelernt haben (S. 440), und auch hier vermitteln diese also die Bewegung. Die Mimose ist jedenfalls die empfindlichste unter den sensitiven Pflanzen; wenn sie in der feuchtwarmen Luft des Gewächshauses steht, kann man sie in der Regel nicht von der Stelle wegnehmen, ohne dass sie in die Reizstellung verfällt. Es giebt aber auch einheimische Leguminosen, deren durch Gelenke bewegliche Blätter auf Stoßreize empfindlich sind, nur ist die Erscheinung nicht so auffallend, weil die Bewegungen erst in Folge stärkerer Erschütterung und etwas träger erfolgen. Man kann

nach einmaligem stärkeren Schütteln eines Zweiges von Robinia die daran sitzenden Blätter in wenigen Minuten in eine der Nachtstellung entsprechende Lage übergehen sehen. Auch die Arten von Oxalis lassen ihre Blättchen nach Erschütterung mehr oder weniger rasch sinken. Bei allen diesen Bewegungen ist eine Zweckmäßigkeit für die Pflanze unschwer zu erkennen. Gerade die zusammengesetzten Blätter mit ihren zahlreichen kleinen zarten Blättchen stellen einen Apparat dar, der, wenn er in der Luft ausgespannt aufgestellt ist, was behufs der Assimilation nöthig ist, durch allerlei äußere mechanische Einflüsse sehr leicht beschädigt werden kann. Dass die Pflanze, wenn solche Gefahren drohen, ihre Blättchen zusammenschlägt in eine Stellung, wo Sturm, starker Regen, Hagel u. dergl. augenscheinlich viel weniger Schaden thun können, als wenn die Blättchen frei ausgebreitet stehen, erinnert an das Verhalten vieler Thiere, die beim Herannahen einer feindlichen Berührung



Fig. 201. Blatt von Mimosa pudica in 1/2 der natürlichen Größe; A im ungereizten Zustande, B in der Reizstellung in Folge einer Erschütterung. Nach DUCHARTRE.

plötzlich erschrecken und sich durch Zusammenziehen in Schutz bringen. Gerade das Plötzliche, womit dies bei der Mimose geschieht, erscheint hier von höchster Zweckmäßigkeit.

Reizbare Blätter, bei denen die Bewegung nicht durch Gelenke vermittelt wird und wo auch ein ganz anderer Zweck damit verbunden ist, besitzt die Fliegenfalle (Dionaea muscipula). Diese Pflanze hat grundständige Blätter mit breitgeflügeltem Blattstiel und mit einer fast rundlichen, zweilappigen, am Rande stachelig gewimperten Blattfläche. Letztere ist reizbar, indem bei Berührung ihrer Oberseite die beiden seitlichen Hälften in der Gegend der Mittelrippe plötzlich zusammenklappen, so dass die Randstacheln in einander greifen, und dass auf solche Weise Insekten, welche auf das Blatt gelangt sind und den Reiz verursacht haben, gefangen und so lange eingeschlossen werden, bis der Reiz aufhört, wenn die Insekten todt sind und sich nicht mehr bewegen. Wir werden in der Ernährungslehre erfahren, dass es sich hier um einen Fall

von Insektenverdauung handelt, indem die gefangenen Thiere durch Digestionsdrüsen, welche die Oberseite des Blattes trägt, von der Pflanze ausgesogen werden.

Auch in den Blüthen mancher Pflanzen finden wir für Berührung reizbare Organe, wobei die Bewegungen eine zweckmäßige Beziehung zu der Uebertragung des Pollens auf die Narben erkennen lassen. Besonders kommen **reizbare Staubfäden** in verschiedenen Familien vor. Bei Berberis und Mahonia sind sie an der Innenseite ihrer Basis reizbar: für gewöhnlich nach außen gerichtet, krümmen sie sich bei Berührung jener Stelle, wie es durch Insekten, die die Blüthen besuchen, geschieht, rasch nach innen, so dass die Antheren nach der Seite der Narbe hin zu liegen kommen. Die Staubfäden von Sparmannia africana, der Arten von Helianthemum, Cistus, Cereus, Opuntia führen in Folge einer Erschütterung eine gegen die Blumenblätter hin gerichtete Bewegung aus. Besonders sind aber noch die reizbaren Staubfäden von Centaurea und verwandter Gattungen der Cynareen zu erwähnen. Hier sind die Antheren in eine Röhre verwachsen, durch welche der Griffel hindurchgeht; die Staubfäden dagegen sind frei und nach außen convex gekrümmt (Fig. 205). In Folge eines Reizes verkürzen sich dieselben und strecken sich gerade, wodurch jedesmal die Antherenröhre abwärts gezogen wird, was die Entleerung eines Theiles des Pollens an der Spitze, wo die Narben sich befinden, zur Folge hat. **Reizbare Narben** kommen bei Mimulus und anderen Scrofulariaceen vor; im nicht gereizten Zustande ausgespreizt, schlagen sich dieselben in Folge einer Berührung zusammen. Die Orchidee Masdevallia muscosa besitzt ein reizbares Labellum.

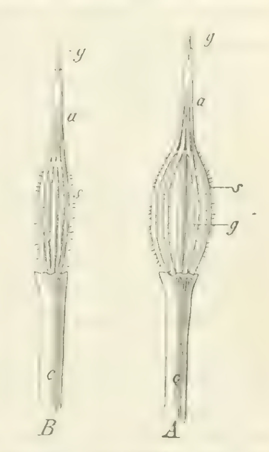


Fig. 205. Staubfäden von Centaurea jacea, durch Entfernen der Corolle frei gelegt, *A* im ungereizten, *B* im gereizten contrahirten Zustande; *c* Corollenröhre, *s* Staubfäden, *a* Antherenröhre, *g* Griffel. Vergrößert. Nach Sachs.

Um nun das äußere Bild aller dieser Erscheinungen zu vervollständigen, ist noch hinzuzufügen, dass die sensitiven Pflanzentheile, wenn der Reiz ein vorübergehender war, nach einiger Zeit, d. h. oft schon etwa nach einer halben Stunde, wieder in die ursprüngliche Lage zurückkehren, nur mit dem Unterschiede, dass, während die Reizbewegung momentan eintritt, diese Rückbewegung sehr allmählich erfolgt. In dieser Stellung ist dann aber das Organ auch sogleich wieder für einen neuen Reiz empfindlich.

An der Mimosa pudica ist zuerst durch Brücke nachgewiesen und später durch Sachs und Pfeffer bestätigt worden, dass die Reizbewegung auf einer Erschlaffung der Gelenke, also auf einer Verminderung des Gesammt-Turgors derselben beruht, mithin der Schlafbewegung zwar äußerlich ähnlich, innerlich aber davon verschieden ist, indem ja die letztere vielmehr mit einer Steigerung des Turgors und der Steifheit der

Gelenke verbunden ist. Die eingetretene Erschlaffung des gereizten Gelenkes lässt sich erstens aus der verminderten Biegungsfestigkeit desselben nachweisen, indem der Ausschlagswinkel, den das Blatt in Folge seines eigenen Gewichtes gegen den Stengel bildet, beim Umkehren der Pflanze 2 bis 3 Mal größer ist als im nicht gereizten Zustande. Zweitens lehren Messungen, dass das Volumen der unteren Parenchymhälfte des Gelenkes, welches bei der Reizkrümmung concav wird, abnimmt, das der oberen durch Verlängerung zunimmt; allein die Volumenzunahme der Oberhälfte ist weit geringer als die Volumenabnahme der unteren; das ganze Bewegungsorgan wird also bei seiner Reizkrümmung kleiner, es nimmt an Volumen ab. Die eigentlich reizbare Stelle ist die untere Gelenkhälfte, denn ein Blatt, dem man die obere Gelenkhälfte weggeschnitten hat, ist noch reizbar, nicht aber, wenn ihm die untere Gelenkhälfte genommen ist. Die Reizbewegung beruht also auf einer Veränderung der Gewebespannung der beiden Gelenkhälften und zwar darauf, dass die untere Parenchymhälfte stärker erschlafft und sich verkürzt. Den Austritt von Wasser aus dem Gewebe, welcher diese Verminderung des Turgors herbeiführt, kann man auch direct beobachten. Wenn man den Hauptblattstiel an seinem basalen Gelenk quer abschneidet, so ist das letztere zunächst gereizt; nach einiger Zeit aber richtet sich dasselbe wieder auf und ist nun von neuem reizbar. Reizt man jetzt die Unterseite dieses Gelenkes durch Berührung, so krümmt es sich abwärts, und man bemerkt, dass gleichzeitig aus dem Querschnitt desselben ein Wassertropfen austritt, welcher hauptsächlich aus demjenigen Parenchym kommt, welches den axilen Strang umgiebt und große Intercellulargänge enthält. Das aus den Zellen ausgepresste Wasser tritt also zunächst in die letzteren ein; ein Theil desselben dringt wohl in die obere Parenchymhälfte des Gelenkes ein und bedingt dessen geringe Volumenzunahme, ein anderer Theil muss aber im unverletzten Blatte anderswohin, wahrscheinlich nach dem angrenzenden starren Theil des Blattstieles abfließen. Schneidet man an einem unbeweglich festgehaltenen Stengel mit einem scharfen Messer vorsichtig bis in den Holzkörper des letzteren, so quillt, wenn die Pflanze sehr turgescent ist (denn nur an einer solchen gelingt das Experiment), sobald das Messer in den Holzkörper eindringt, ein Tropfen Wasser hervor, und bald darauf geräth eins der benachbarten Blätter oder mehrere derselben in Reizbewegung. Es zeigt dies besonders deutlich, dass die bloße Fortbewegung des Wassers im Innern des Gewebes die Reizstellung der Blätter hervorruft. Hierdurch wird auch die eigenthümliche Reizfortpflanzung in der Mimose erklärlich. Wenn man ein einzelnes der oberen Blättchen reizt durch Berührung oder indem man die in einem Brennpunkte vereinigten Sonnenstrahlen darauf fallen lässt, so macht es sofort eine Reizbewegung; successiv folgen dann aber auch die nicht direct gereizten benachbarten Blättchen eins nach dem andern nach; dann geht die Reizbewegung auf die untersten Blättchen eines benachbarten secundären Stiels über und schreitet hier von unten nach oben fort, was sich dann auch an den

Blättchen der anderen secundären Stiele wiederholt, so dass bisweilen das ganze Blatt und selbst benachbarte Blätter in die Reizstellung übergehen, ohne dass sie direct gereizt worden sind. Es muss also die innere Wasserbewegung durch den an der Reizstelle gegebenen Anstoß weiter um sich greifen und dadurch die Reizbewegung sich fortpflanzen. Die Rückkehr aus der Reizstellung in die ursprüngliche Lage ist also zu erklären durch einen allmählichen Wiedereintritt des Wassers in die erschlafften Gewebe, die dadurch ihren ursprünglichen Turgor wieder erreichen, so dass es dadurch auch erklärlich wird, warum dieselben dann wiederum reizbar sind.

Bei den anderen mit Gelenken versehenen, auf Stoß reizbaren Blättern handelt es sich, soweit hierüber Untersuchungen angestellt worden sind, im Wesentlichen um dieselben Vorgänge wie bei Mimosa.

Was Dionaea anlangt, so haben Batalin's Untersuchungen ergeben, dass hier in der Mittelrippe und zum Theil in der Lamina dieselben Veränderungen im Gewebe eintreten, wie in den Gelenken der Mimose.

Der Bewegungsmechanismus in den Staubfäden der Cynareen ist von Pfeffer genauer untersucht worden. Auch hier findet bei der Reizung eine Verminderung des Volumens der reizbaren Organe statt, welche hier die Staubfäden in ihrer ganzen Länge darstellen. Es tritt nämlich eine ansehnliche Verkürzung der Staubfäden, und zwar um 10 bis 25, bisweilen bis um 30 % ein, ohne dass dabei eine entsprechende Zunahme der Dicke erfolgte. Die Staubfäden bestehen aus einem axilen Gefäßbündel, welches von Parenchymzellen, die in Längsreihen liegen, umgeben ist. Im contrahirten Zustande sind die Längswände der letzteren nicht seitlich verbogen; sie besitzen also eine hohe Elasticität, wodurch die Ausdehnung der Zelle im Turgorzustande und die Contraction derselben bei Erschlaffung sich erklären. In gleichem Sinne wirkt auch das Zusammenziehungsstreben der negativ gespannten Epidermis und des Gefäßbündels. Auch an den reizbaren Staubfäden von Berberis beruht die Bewegung nach Pfeffer im Wesentlichen auf demselben Vorgange, d. h. auf einem Austritt von Wasser aus dem Gewebe, und zwar aus dem der Innenseite, welche hier das reizbare Organ darstellt.

Der auf Stoßreize empfindliche Zustand der erwähnten Pflanzentheile ist an gewisse äußere Bedingungen geknüpft. Denn wenn die letzteren nicht erfüllt sind, so tritt ein Starrezustand ein, in welchem Reize keine Wirkung ausüben, der jedoch wieder verschwindet, wenn jene Bedingungen eintreten. Bei Mimosa pudica tritt nach Sachs Kältestarre ein, wenn die Lufttemperatur mehrere Stunden unter 15° C. sinkt, und ebenso Wärmestarre in Luft von 40° C. binnen 1 Stunde, bei 45° C. binnen 1/2 Stunde, bei 49 bis 50° C. in wenigen Minuten. In günstiger Temperatur kehrt die Reizbarkeit nach einigen Stunden wieder. Stellt man eine Mimose in einen finsteren oder schwach erleuchteten Raum, so bleibt sie anfangs für Berührung reizbar, aber nach einem oder mehreren Tagen tritt die Dunkelstarre ein. Wieder an's Licht gebracht

kehrt die Pflanze nach Stunden oder Tagen wieder in den Phototonus zurück. SACHS hat an der Mimose auch eine vorübergehende Trockenstarre beobachtet, d. h. wenn die Erde in den Töpfen, in welcher die Pflanzen erwachsen sind, längere Zeit unbegossen gelassen wird, so nimmt die Reizbarkeit der Bewegungsorgane bis zu vollständigem Starrwerden ab, und erst erneutes Begießen stellt die Reizbarkeit wieder her. Auch durch chemische Einflüsse können Starrezustände herbeigeführt werden. DUTROCHET zeigte zuerst, dass die Mimose im Vacuum der Luftpumpe an Reizbarkeit verliert, an die Luft gebracht aber wieder beweglich wird. KABSCH hat das Gleiche für die reizbaren Staubfäden nachgewiesen, auch gezeigt, dass diese Organe im Stickgase oder im Wasserstoffgase ihre Reizbarkeit verlieren. Es ist kaum zweifelhaft, dass im Vacuum und in irrespirablen Gasen die Athmung aufgehoben wird, und dass dies den Starrezustand bewirkt. Doch wird auch in reinem Sauerstoffgase, desgleichen in Dämpfen von Chloroform oder Aether, wenn die Einwirkung nicht zu lange dauert, die Reizbarkeit aufgehoben, hier offenbar in Folge positiv schädlicher Einwirkung. Endlich tritt bei der Mimose auch durch fortgesetzte Erschütterung ein Starrezustand, gleichsam ein Gewöhnen an den Reiz, ein: wenn eine solche Pflanze oft und in kurzen Zwischenräumen erschüttert wird, so erheben sich ihre Blätter trotz der Reizung und nehmen eine Ruhelage ein; erst einige Zeit nach Aufhören der Stöße wird die Pflanze wieder reizbar.

Die Frage, wie nun eigentlich die Ausstoßung von Wasser aus den erschlaffenden Zellen mit der mechanischen Erschütterung zusammenhängt, bleibt vorläufig unbeantwortet. Da wir wissen, dass der lebende Protoplasmasack den Turgor veranlasst, indem er dem endosmotisch eingesogenen Wasser selbst unter hohem Druck den Austritt nach außen hin verwehrt, so kann der plötzliche Austritt von Wasser nur dadurch ermöglicht werden, dass diese Eigenschaft des Protoplasmas sich ändert, d. h. dass seine Filtrationsfähigkeit für Wasser plötzlich in Folge des Reizes größer wird. Bei dem Zustandekommen der Bewegung des ganzen Gelenkes sind nun aber auch die Zellwände der reizbaren Zellen mit betheiligt; die Dehnbarkeit und Elasticität derselben spielen dabei eine wichtige Rolle. Im Ruhezustande müssen die Zellen durch den Turgor stark ausgedehnt sein, damit sie, wenn das Protoplasma plötzlich filtrationsfähig wird und sich zusammenzieht, sich ebenfalls in entsprechendem Maße contrahiren können; denn nur dadurch erst ist eine Volumenverminderung des Gewebes, also eine wirkliche Bewegung möglich. Wären die Zellwände nicht dehnbar und im Turgorzustande nicht ausgedehnt, so würde eine Wasserausstoßung aus dem Protoplasma nur die bei der Plasmolyse zu beobachtende Erscheinung, eine Contraction des Protoplasmas in der äußerlich unverändert bleibenden Zelle hervorrufen, man würde also äußerlich von einer Bewegung nichts wahrnehmen. Aus dieser Betrachtung ergiebt sich also, dass wir uns hierbei das Protoplasma als das Active vorstellen müssen, indem es seine Filtrationsfähigkeit plötzlich ändert. Es mag jedoch bemerkt werden, dass man den gleichen

Erfolg auch beobachten müsste, wenn die Zellwand dabei das Active wäre, d. h. wenn plötzlich ihre elastische Kraft größer würde und sie also noch stärker zusammenpressend auf den Zellinhalt wirken würde. Nun hat aber PFEFFER bewiesen, dass dieser Erklärungsversuch unzutreffend wäre, und dass also die Aenderungen der Eigenschaften des Protoplasmas das Wesen der Reizbarkeit ausmachen. Denn er zeigte, dass dasselbe Gewicht, welches man an die Staubfäden von Cynareen anhängen muss, um die durch Reiz verkürzten Organe auf die frühere Länge auszudehnen, auch gerade hinreicht, um jede Verkürzung derselben durch Reizung zu verhindern.

Literatur. DUTROCHET, Mém. pour servir à l'histoire. Paris 1837. T. I. pag. 545. — MEYEN, Neues System der Pflanzenphysiologie. Berlin 1839. III. pag. 516. — BRÜCKE, MÜLLER's Archiv f. Anatom. u. Physiol. 1848. pag. 434. — Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 14. Juli 1864. — HOFMEISTER, Flora 1852. Nr. 32. — SACHS, Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1866. pag. 479. — Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. pag. 850. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 787. — BERT, Recherches sur les mouvements de la sensitive. Paris 1867. — UNGER, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Pest 1855. pag. 419. — Ueber die Structur einiger reizbarer Pflanzentheile. Botan. Zeitg. 1872. pag 113. — COHN, Contractile Gewebe im Pflanzenreiche. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur. 1864. I. — KABSCH, Botan. Zeitg. 1861. Nr. 4. — PFEFFER, Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. — BATALIN, Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen. Flora 1877. pag. 33.

§ 61. II. Die auf Contactreize eintretenden Krümmungsbewegungen. Manche Pflanzentheile werden zwar nicht durch einen einmaligen Stoß, wohl aber durch eine dauernde Berührung mit einem festen Körper gereizt, in Folge dessen sie sich an der berührten Seite concav krümmen, so dass sie den als Reiz wirkenden Körper umschlingen oder mehr oder weniger innig an denselben sich andrücken.

In diese Kategorie gehören als die wichtigsten die Bewegungen der Ranken. Ranken sind Organe, welche gewissen Kletterpflanzen zum Emporklimmen dienen; wir verstehen darunter lange, fadenförmige Gebilde, welche die Eigenschaft haben, sich um andere dünne Körper fest herumzuwickeln, und dadurch der Pflanze als Klammerorgane dienen. Mit Hülfe ihrer Ranken sind diese Pflanzen befähigt, hoch empor zu klettern; sie haben wie die Schlingpflanzen (§ 57) einen langen, dünnen Stengel, welcher nicht fest genug wäre, um frei aufrecht zu stehen; was die Schlingpflanzen durch das Winden ihres Stengels erreichen, erzielen die mit Ranken versehenen Pflanzen, deren Stengel keine Windenbewegung ausführt, durch diese besonderen Klammerorgane, welche die Pflanze, etwa so wie man einen Bindfaden um einen Bleistift wickeln kann, um benachbarte Stengel oder Halme anderer Pflanzen, um Aeste eines Strauches u. dergl. herumlegt, sich dadurch gleichsam selbst festbindend. Dass die Ranken theils metamorphosirte Blatttheile, wie z. B. bei den Papilionaceen, theils umgewandelte Stengelgebilde, wie beim Weinstock, sind, ist in der Morphologie näher zu erörtern. Bei manchen Pflanzen functioniren sogar die gewöhnlichen Blattstiele als Ranken, d. h. sie umwinden

fremde Körper, wie bei Tropaeolum und Clematis. Hier interessiren uns die rankenartigen Organe nur in ihrer physiologischen Rolle. Die eigentlichen Ranken (Fig. 206) sind, wenn sie aus der Blattknospe des Sprosses hervortreten, entweder von vornherein mehr oder weniger gerade, oder wie bei den Cucurbitaceen, dicht schneckenförmig zusammengerollt, so dass ihre Außenseite convex ist, aber bei weiterer Entwickelung rollen



Fig. 206. Ein Spross *A* von Bryonia dioica, der mit Ranken *a*, *b*, *c*, *d* an einem als Stütze dienenden trockenen Reis *B* klettert. Nach SACHS.

sie sich von unten nach oben fortschreitend auf, bis sie ihrer ganzen Länge nach ungefähr gerade geworden sind. Solche gerade gewordenen jungen Ranken machen nun zunächst mehr oder weniger deutliche Nutationsbewegungen. Diese Nutationen dienen nur zur leichteren Auffindung einer Stütze, sind aber nicht, wie beim Winden der Schlingpflanzen, die Ursache der Bewegung. Die letztere erfolgt nämlich immer erst, wenn

die Ranke mit einem fremden Körper einige Zeit in Berührung gewesen ist. Dieselbe krümmt sich dann genau an der berührten Stelle concav. Die Folge ist, dass dadurch neue benachbarte Punkte der Ranke mit der Stütze in Berührung kommen und nun gleichfalls gereizt werden, so dass Reiz und Bewegung an dem freien Theile der Ranke sich fortpflanzen und die letztere in immer zahlreicheren Windungen um die Stütze geschlungen wird. Auch nach der Umschlingung geht mit dem Längenwachsthum der Ranke ihr Bestreben, engere Windungen zu bilden, fort, was man daraus erkennt, dass die umschlungenen Körper gedrückt, beziehendlich zusammengeknittert werden, und dass gewundene Ranken nach Befreiung von der Stütze zahlreichere Windungen annehmen. Dadurch werden die Ranken an die Stütze fest angepresst. War die Berührung nur von ganz kurzer Dauer, so tritt keine Bewegung ein, oder die eingetretene Krümmung gleicht sich wieder aus und die Ranke ist dann für neue Reize empfindlich. Bei Passiflora genügt schon eine Reizung von 25 Secunden Dauer, um eine wahrnehmbare Bewegung zu erzeugen; bei vielen anderen Pflanzen erst mehr als eine Stunde. Bei manchen Pflanzen, wo die Ranken eine leicht eingekrümmte Form haben, ist nur die concave Seite reizbar; andere Ranken sind es auf allen Seiten.

Was die Mechanik der Rankenbewegungen anlangt, so bestehen dieselben in Wachsthumsdifferenzen der berührten Seite, im Verhältniss zur gegenüberliegenden Seite des Organes. Es wird dies dadurch bewiesen, dass die Ranken nur so lange reizbar sind, als sie sich noch im Längenwachsthum befinden, und dass man an aufgetragenen farbigen Marken direct nachweisen kann, dass die reizbaren Ranken thatsächlich noch im Längenwachsthum sich befinden. Es hat aber de Vries gezeigt, dass beim ersten Beginn der in Folge des Reizes eintretenden Krümmung eine Zunahme des Turgors auf der freien, nicht berührten Seite der Ranke allein thätig ist, denn durch Einlegen der letzteren in Salzlösung kann man die Krümmung ausgleichen. Erst wenn die letztere weiter fortgeschritten ist, sind Wachsthumsdifferenzen hinzugetreten und dieselbe lässt sich dann nicht mehr ausgleichen; sie ist dann durch Wachsthum fixirt. Wiewohl also die Rankenbewegungen in einer Retardirung des Längenwachsthums der berührten Seite bestehen, scheint doch der Turgor, der ja überall das Wachsthum einleitet und bedingt, auch hier die erste Reaction auf den empfangenen Reiz zu äußern, was also darauf hindeutet, dass auch hier das Protoplasma es ist, welches den Reiz empfängt und durch Veränderung seines molecularen Zustandes den Turgor der Zellen sich ändern lässt. Pfeffer hat nachgewiesen, dass nur Körper mit rauhen Oberflächen, welche also einen discontinuirlichen Druck ausüben, die Ranken zu reizen vermögen, also z. B. ein Stück Holz, aber nicht Wasser, Quecksilber, Gelatine, Fette; wohl aber Schweinefett und Cacaobutter, weil sie feste Kryställchen enthalten, desgleichen Gelatine, wenn derselben feste Partikelchen zugesetzt waren. Es gehört aber nach Pfeffer auch eine Reibung dazu; denn selbst Holz, Smirgelpapier u. dergl. brachten keine Reizung hervor, wenn der Druck statisch war, d. h. wenn diese Dinge mit

größter Vorsicht, ohne Reibung zu erzeugen, angepresst wurden. Daher reizten auch kleine Baumwollrestchen von 0,00025 mg Gewicht, welche auf Ranken aufgesetzt wurden, dieselben nicht, wohl aber wenn sie durch Luftzug sanfte Stöße auf die Ranke ausübten. Der Reiz muss durch die Zellmembran dem Protoplasma zugeführt werden, denn PFEFFER konnte keinerlei an die Außenfläche der Epidermis der Ranken reichende Protoplasmafäden beobachten; nur bei den Ranken von Sicyos und Bryonia kommen in der Außenwand der Epidermis Tüpfel vor, die an den Enden schüsselförmig erweitert sind und worin das Protoplasma vielleicht eine Rolle bei der Reizübertragung spielt. Zwischen den Zellen der Ranke lassen sich aber verbindende Protoplasmafäden nachweisen.

Wenn eine Ranke gefasst hat, so treten noch einige andere Veränderungen an ihr ein, welche wie Nachwirkungen des Reizes erscheinen, da sie an solchen, die keine Stütze erreicht haben, unterbleiben. Die letzteren, welche ihre Bestimmung verfehlt haben, bleiben, wenn sie erwachsen und unbeweglich geworden, entweder gerade, verkümmern und fallen ab, oder bei manchen Pflanzen (Passiflora, Cucurbitaceen etc.) rollen sie sich von der Spitze nach der Basis fortschreitend korkzieherförmig ein, in welchem Zustande sie dann auch später vertrocknen. Hat aber eine Ranke gefasst, so wächst sie später oft stark in die Dicke und verholzt, sie ist dann fester und hat eine längere Lebensdauer, als Ranken, die ihren Zweck verfehlt haben. Auf das Stück der Ranke, welches zwischen ihrem Befestigungspunkte an der Stütze und ihrer Basis liegt, pflanzt sich der Reiz fort und bringt den Effect hervor, dass dieser Theil sich in Form eines Korkziehers oft mit zahlreichen Windungen einrollt. Diese Krümmungen treten sehr schnell nach Ergreifen der Stütze durch die Ranke ein, sie entstehen also in Folge einer Fortpflanzung des Reizes auf diesen Theil der Ranke, der dadurch aber bei der mechanischen Unmöglichkeit, die Stütze ebenfalls zu umschlingen, gezwungen wird, sich in dieser Weise einzurollen. Der Vorgang hat zugleich den Vortheil, dass die Pflanze dadurch näher an die Stütze herangezogen wird.

Es giebt auch einige Kletterpflanzen, von TREUB Hakenkletterer genannt, bei denen die Ranke auf ein hakenförmiges Organ reducirt ist, welches keine Einrollungsbewegungen macht, aber in der Beziehung irritabel ist, als es, sobald ein Halt in den Haken hereingeräth, sich verdickt und verholzt, und so die Pflanze außerordentlich stark befestigt. Diese Haken finden sich bei Uncaria, Artabothrys, Olax etc.; auch giebt es Uebergänge von ihnen zu echten Ranken.

Die windenden Stengel der parasitischen Cuscutaceen gehören physiologisch wahrscheinlich zu den Ranken; sie umschlingen nicht in Folge von Nutationen, wie die echten windenden Stengel, fremde Körper, sondern nur, wenn sie durch Berührung mit den letzteren gereizt sind, um nach eingetretener Umschlingung an den berührten Stellen Haustorien zu entwickeln, welche als nahrungaufnehmende Organe in die umwundene fremde Pflanze eindringen.

Auch W u r z e l n sind an ihren wachsenden Spitzen für Contactreize

empfindlich. Wenn sie innerhalb ihrer wachsenden Region einseitig einem festen Körper anliegen, so wird das Wachsthum derart beeinflusst, dass es an der berührten Seite sich verlangsamt, und dass dadurch die Wurzelspitze eine gegen den berührenden Körper hin gerichtete Krümmung macht. Am deutlichsten ist dies an den Luftwurzeln der tropischen Orchideen, welche sich deshalb der Oberfläche ihres Substrates dicht anpressen, allen Vertiefungen desselben folgend. Das Herumwachsen der Wurzelhaare der gewöhnlichen Landpflanzen um Erdpartikelchen (S. 153) und das Anschmiegen der Pollenschläuche an die Narbe scheinen ähnliche Reizwirkungen zu sein. Um eine andere Art von Contactreiz handelt es sich bei der sogenannten DARWIN'schen Krümmung der Wurzeln: wenn nur die äußerste Wurzelspitze an einer Seite verwundet oder etwa durch Betupfen mit Höllenstein geätzt wird, oft schon wenn durch Klebmittel ein fremdes Körperchen an der Seite der Wurzelspitze befestigt wird, so krümmt sich die letztere von dem berührenden Körper hinweg, gleichsam denselben fliehend.

Literatur. H. v. MOHL, Ueber den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. Tübingen 1827. — DARWIN, The Movements and Habits of Climbing Plants. London 1875. — C. DE CANDOLLE, Observations sur l'enroulement des vrilles. Bibl. univ. de Genève. Janvier 1877. — H. DE VRIES, Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. pag. 302. — Botan. Zeitg. 1879. pag. 830. — Landwirthsch. Jahrb. 1880. IX. — Sur l'injection des vrilles und Sur les Causes de mouvements anatomiques. Archiv. Néerlandaises XV. — SACHS, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. pag. 437. — DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881. pag. 109. — PFEFFER, Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuchungen aus d. bot. Inst. Tübingen I. 4. 1885. — TREUB, Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1882. pag. 44. — WORTMANN, Botan. Zeitg. 1887. Nr. 4.

§ 62. **III. Die auf chemische Reize eintretenden Krümmungsbewegungen.** Bei den im vorigen Paragraph betrachteten Reizbewegungen sind einige ausgeschlossen geblieben, welche wir hier besonders betrachten wollen, wiewohl sie sich im Grunde nur insofern von jenen unterscheiden, als hierbei zugleich die chemische Qualität des reizenden Körpers von Einfluss ist. Es handelt sich hier um die reizbaren Blätter einiger insektenfressender Pflanzen. Die Blätter der Drosera-Arten sind am Rande und auf der Oberseite mit großen Drüsenhaaren besetzt. Wenn diese z. B. dadurch gereizt werden, dass ein Insekt auf dieselben gelangt, so krümmen sie sich nach Verlauf einiger Minuten bis einer oder mehrerer Stunden gegen den fremden Körper hin zusammen und halten so denselben gefangen (Fig. 207, S. 463). Empfindlich gegen den Contact sind nur die Köpfchen der Drüsenhaare; die Krümmungsbewegung wird aber hauptsächlich durch den unteren Theil des Haares ausgeführt. Zuerst werden nur die direct berührten Haare gereizt; alsdann pflanzt sich aber die Reizung auch auf die übrigen entfernteren Haare desselben Blattes fort, so dass oft sämmtliche Haare sich über ihrer Beute zusammenschlagen. Mehr oder weniger krümmt sich

dabei auch die Blattfläche selbst an der Oberseite concav, wird also mehr oder weniger hohl und umfasst den fremden Körper. Diese Bewegungen sind mit Rücksicht auf die Verdauung der Insekten bedeutungsvoll, indem dadurch die Drüsenhaare nach einem Punkte hin dirigirt werden, wo sie ihr Secret über das gefangene Insekt ergießen. Auch die Blätter von Pinguicula functioniren als Insektenfallen, indem sie sich durch Reizbewegungen an der Oberseite zusammenschlagen.

Von den durch Stoß reizbaren Pflanzentheilen sind auch die in Rede stehenden dadurch unterschieden, dass nur ein dauernder Contact, und zwar, wie Pfeffer gezeigt hat, nur wenn dabei eine kleine Reibung stattfindet, als Reiz wirkt. Nach Darwin sind die genannten Organe zwar für jeden beliebigen festen Körper reizbar, aber meist in höherem Grade, wenn derselbe aus Eiweißstoffen oder anderen stickstoffhaltigen Substanzen besteht. Wassertropfen sind dagegen unwirksam. Als Reize wirken daher besonders außer Insektenleibern Fleischstückchen, aber auch die Ammoniaksalze, sowie andere, jedoch nicht alle stickstoffhaltigen Körper (z. B. sind manche Alkaloide unwirksam), besonders Ammoniumphosphat, sowie auch andere Phosphate. Allgemein pflegen die durch Fleischstückchen gereizten Blätter länger geschlossen zu bleiben, als die durch indifferente Körper, z. B. durch Glassplitter gereizten; denn im letzteren Falle geht die Bewegung ungefähr nach Tagesfrist wieder zurück, während bei chemischer Reizung die Reizstellung viel länger, oft über sieben Tage, anhält.

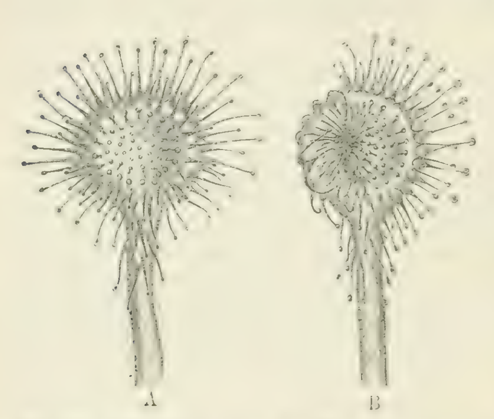


Fig. 207. Blatt von Drosera rotundifolia; A im ungereizten, B im gereizten Zustande, wo die Haare der einen Blattseite über einem Insekt zusammengeschlagen sind. Nach Darwin.

Mit der Reizung wird gleichzeitig auch die Secretion der verdauenden Stoffe in den Drüsen veranlasst, über die Weiteres in der Ernährungslehre nachzusehen ist. Zugleich mit dem Eintritt der Reizbewegung erfolgt aber in den Zellen der Drosera-Haare eine eigenthümliche Ausfällung im Zellsaft. Der letztere wird plötzlich durch feine, aus Eiweißstoffen bestehende Partikel getrübt, die sich zu größeren Ballen vereinigen, wobei jedoch das eine wandständige Schicht bildende Protoplasma sich nicht verändert. Die Ausfällung beginnt in der gereizten Drüse und schreitet im Haar von Zelle zu Zelle abwärts fort. Auch in den nicht direct gereizten Haaren, in denen sich der Reiz erst bis zur Drüse fortpflanzen muss, tritt die Ausfällung zuerst in der Drüse ein und schreitet auch hier abwärts fort. Umgekehrt werden, wenn zuletzt die Haare sich wieder gerade strecken, auch die Ausfällungen wieder gelöst, aber von unten nach oben fortschreitend. Die Natur dieser sogenannten Aggregation ist noch nicht recht aufgeklärt. Sie wird es auch nicht durch die Beobachtung Bokorny's, dass man auch an beliebigen anderen lebenden Pflanzenzellen durch künstliche Mittel, nämlich durch sehr verdünnte Lösungen

basischer Stoffe ähnliche Erscheinungen hervorrufen kann, die sich bald als Contractionen des ganzen Protoplasmas, bald als Ballungen von protoplasmatischem Eiweiß oder von Zellsafteiweiß darstellen und in denen BOKORNY einen Uebergang des gequollenen Eiweißes der lebenden Zelle in einen dichteren, d. h. wasserärmeren Zustand sieht. Man wird den Vorgang wohl an die bekannte allgemeinere Erscheinung des Coagulirens von Eiweißstoffen anzuschließen haben.

Literatur. NITSCHKE, Botan. Zeitg. 1860. pag. 229. — DARWIN, Insektenfressende Pflanzen. Stuttgart 1876. — FRANCIS DARWIN, Quarterly Journal of Microscop. science. 1876. pag. 309. — PFEFFER, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877. pag. 196. — MORREN, Observat. sur les procédes insecticides des Pinguicula. Belgique horticole 1875. — BATALIN, Flora 1877. pag. 152. — KLEIN, COHN's Beitr. z. Biologie. III. 1880. pag. 163. — PFEFFER, Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen I. 4. 1885. — BOKORNY, Ueber Aggregation. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1889. pag. 427.

§ 63. IV. **Der Geotropismus.** An die Erscheinung, dass die Pflanzentheile überall auf unserer Erdoberfläche in einer bestimmten Richtung sich befinden, dass z. B. die Getreidehalme und viele andere Pflanzenstengel, desgleichen die Baumstämme, vertical aufrecht stehen, die Wurzeln dagegen nach unten gekehrt sind, und dass hinwiederum die Zweige der meisten Bäume in ungefähr horizontaler Richtung sich ausbreiten, an alles dies ist man durch den täglichen Anblick von jeher so gewöhnt, dass man dies für etwas selbstverständliches ansieht; und doch lehrt schon ein geringes Nachdenken und ein nur einigermaßen aufmerksames Betrachten der Pflanzen, dass hierfür besondere Ursachen vorhanden sein müssen. Wir brauchen nur die keimenden Samen, die ganz in der Erde verborgen ringsum von dem dunklen Boden umgeben sind, näher zu betrachten, um uns zu überzeugen, dass ihr Keimstengel und ihr Würzelchen je nach der zufälligen Lage, welche der Samen im Boden hatte, allemal in der Weise sich krümmen, dass jener vertical nach oben, letzteres gerade nach unten weiter wachsen muss. Und wenn man an größer gewordenen Pflanzen Sprosse oder Wurzeln gewaltsam in eine widernatürliche Lage versetzt und darin festhält, so suchen diese Organe, vorausgesetzt, dass sie ihr Wachsthum noch nicht beendigt haben, durch zweckmäßige Krümmungsbewegungen ihre natürliche Richtung wieder zu erreichen. Die Pflanze weiß also, was unten und oben ist; es ist festgestellt, dass sie eine Empfindung für die Gravitation hat, und durch entsprechend orientirte Bewegungen darauf reagirt. Weil es also die Anziehungskraft der Erde ist, welche die betreffenden Krümmungen hervorruft, so habe ich die Eigenschaft, solche Bewegungen auszuführen, als **Geotropismus** bezeichnet, indem ich den Ausdruck nach Analogie des schon bei den älteren Physiologen gebräuchlichen Wortes Heliotropismus, für die von Lichtreiz inducirten Krümmungsbewegungen, gebildet habe.

A. **Der gewöhnliche Geotropismus.** Wir betrachten zunächst diejenigen Bewegungen, durch welche Pflanzentheile in eine mit der Richtung der Schwerewirkung gleiche Richtung, also in Verticalstellung gelangen oder **orthotrop** werden, wie man solche Pflanzentheile nennt.

Den zu horizontaler Richtung führenden Bewegungen liegt eine andere Art von Geotropismus zu Grunde, die wir erst an zweiter Stelle besprechen werden.

Aus den vorausgegangenen Andeutungen ist schon zu entnehmen, dass der gewöhnliche Geotropismus in zwei entgegengesetzten Formen auftritt: der Pflanzentheil macht entweder eine gegen den Erdmittelpunkt hin gekehrte Krümmung, er sucht also eine senkrecht abwärts gerichtete Stellung einzunehmen, oder er beschreibt eine vom Erdmittelpunkte abgewendete Krümmung, versetzt sich also in vertical aufrechte Richtung. Wir nennen jenes den **positiven**, dieses den **negativen Geotropismus**.

Ueber die Natur dieser Bewegungen haben eine Zeitlang ganz falsche Ansichten bestanden; erst durch meine Untersuchungen ist festgestellt worden, dass alle geotropischen Bewegungen durch das Wachsthum der Pflanzentheile hervorgerufen werden. Die Pflanze hat eine Empfindung für die Gravitation, für die allgemeine Massenanziehung zwischen dem Erdkörper und den kleinsten Theilchen der Pflanzenorgane, und sie reagirt darauf in der Weise, dass an der nach unten und an der nach oben gekehrten Seite des wachsenden Organes ungleich starkes Längenwachsthum sich einstellt. Mit dieser Thatsache hängen alle die charakteristischen Eigenthümlichkeiten zusammen, welche sich in dem Aeußerlichen dieser Erscheinungen bei den verschiedenen Pflanzentheilen kund geben. Es sind nämlich überall nur die noch wachsthumsfähigen Organe und Organtheile, welche ihre natürliche Stellung zum Horizont durch geotropische Krümmungen gewinnen; alle bereits vollkommen erwachsenen Theile behalten die neue Lage, wenn sie aus ihrer natürlichen Richtung gebracht worden sind. In der folgenden Beschreibung ist jedesmal auf diese Coincidenz der wachsenden mit der geotropisch beweglichen Region besonders hingewiesen.

Positiv geotropisch sind vor allem die Hauptwurzeln aller Keimpflanzen, sowie überhaupt alle kräftigeren Wurzeln, welche die Eigenschaft haben, tief in den Boden einzudringen. Stellt man keimende Samen, aus denen bereits die Hauptwurzel in der Länge von mehreren Centimetern gerade nach abwärts hervorgewachsen ist, in feuchter Luft so auf, dass die Wurzeln nicht mehr vertical abwärts gekehrt, sondern horizontal oder mit der Wurzelspitze nach aufwärts gerichtet sind, und lässt sie einen oder mehrere Tage in dieser Stellung, so bemerkt man, dass die Wurzel, jedoch immer nur innerhalb einer etwa $1/2$ bis 1 cm langen Strecke an ihrer Spitze eine Krümmung nach unten macht; der ganze ältere Theil der Wurzel bleibt in unveränderter Richtung. Hat man vor der Umkehrung der Pflanze die Wurzelspitze mit äquidistanten Marken gezeichnet, wie wir es behufs des Studiums ihres Wachsthums (S. 382) thaten, so erkennt man, dass nur innerhalb derjenigen Strecke eine geotropische Krümmung erfolgt ist, in welcher die Marken aus einander gerückt sind, in welcher also Längenwachsthum stattgefunden hat (Fig. 208). Diese Krümmung geht nun aber immer nur so weit fort, bis

die Wurzelspitze wieder in vertical nach unten gekehrte Stellung gelangt ist; sie beträgt also ungefähr einen Viertelkreisbogen, wenn die Wurzel horizontal, dagegen nahezu einen halben Kreisbogen, wenn dieselbe verkehrt nach aufwärts aufgestellt worden war (vergl. Fig. 208); immer ist es der kürzeste Weg, auf welchem die natürliche Richtung wieder gewonnen wird. Das Stillstehen der Krümmungsbewegung, sobald als die Wurzelspitze wieder nach unten zeigt, erklärt sich daraus, dass die letztere inzwischen selbst weiter in die Länge gewachsen ist, und dass nun die wachsende Region bis in den vertical gewordenen Theil vorgerückt ist, wo nun eben wegen der natürlichen Verticalstellung eine ungleiche Beeinflussung des Wachsens zweier Seiten unmöglich ist, während der

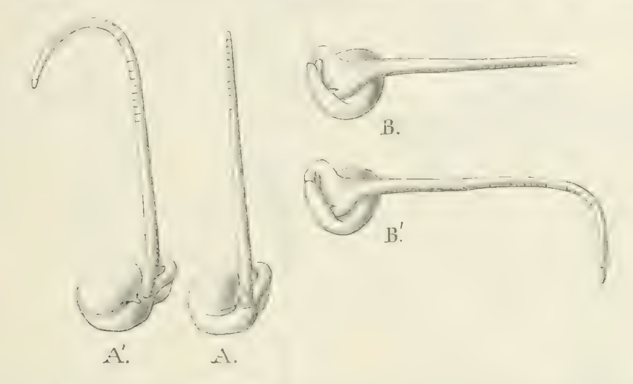


Fig. 208. Positiv geotropische Krümmungen der Wurzeln keimender Samen von Pisum sativum, 24 Stunden nachdem die Samen mit den Wurzeln in verschiedene Stellungen gebracht worden waren. *A* in fast vertical aufrechter Stellung; die Wurzel sieht nachher wie *A'* aus, d. h. die Wurzelspitze hat ungefähr um einen Halbkreis sich abwärts gekrümmt; *B* in horizontaler Stellung der Wurzel, woraus *B'* wurde, indem die Wurzelspitze nur einen Verticalkreisbogen zu beschreiben brauchte, um vertical nach unten sich zu richten. Auf dem Wurzelende sind vorher mit Tusche 1 mm von einander entfernte Striche aufgetragen worden man sieht, dass die geotropische Krümmung nur in der Region eingetreten ist, wo die Marken aus einander gerückt sind, also Wachsthum der Wurzel stattgefunden hat.

hintere gekrümmte Theil inzwischen aus dem Wachsthum ausgeschieden, also starr geworden ist.

Auch die unterirdischen Stengelorgane einiger Pflanzen, namentlich diejenigen, welche in große Bodentiefen einzudringen pflegen, sind positiv geotropisch, indem sie abwärts gehende Krümmungen beschreiben; wie z. B. bei Equisetum, bei manchen Sprossen von Typha, Sparganium etc. Einen Fall, der besonders deutlich zeigt, dass die geotropische Bewegungsweise mit dem morphologischen Charakter des Pflanzentheiles in keiner Beziehung steht, sondern nur mit den gegebenen physiologischen Bedürfnissen zusammenhängt, zeigen die Cotyledonen vieler monocotyler Pflanzen, z. B. von Allium und der Dattelpalme. Hier bleibt die Spitze des Cotyledons als Saugorgan im Endosperm des Samens eingeschlossen, die Basis dieses Blattes aber wächst aus dem Samen heraus und bringt dadurch zugleich den ganzen Keimling zum Vorschein; sie ist aber positiv geotropisch, krümmt sich also nach unten und sorgt dadurch für die tiefere Unterbringung des Keimpflänzchens in dem Erdboden.

Auf einem positiven Geotropismus beruht auch die hakenförmige, regelmäßig nach unten orientirte Krümmung, welche die jungen Blüthen-



Fig. 209. Verschiedene Bewegungsformen des negativen Geotropismus. Die verkleinerten Pflanzentheile sind in der Stellung *b* gezeichnet, welche sie durch die geotropische Krümmung erreicht haben, nachdem sie vorher in die horizontale Stellung *a* versetzt worden waren. *A* Stengelspitze von Vicia Faba, in einem gleichförmigen Bogen aufwärts gekrümmt. *B* Getreidehalm, wo nur an den Knoten *k* die Krümmungen knieförmig erfolgt sind. *C* Allium cepa mit den aus der Zwiebel entspringenden ersten Blättern, welche an ihrer basalen Vegetationszone die Aufwärtskrümmung vollzogen haben.

stiele mancher Pflanzen besitzen, wie ich zuerst an Papaver und Clematis gezeigt habe, was Vöchting bestätigt und auch noch für andere Pflanzen, wie Cyclamen, Viola, Aquilegia, Tussilago, Fritillaria etc. nach-

gewiesen hat. Die Blüthenknospe oder Blüthe wird durch diese Bewegung nach unten gerichtet. Hier kann aber in demselben Organe später der negative Geotropismus an die Stelle des positiven treten, denn um die Zeit, wo die Blüthen von Papaver und Clematis sich öffnen, krümmen sich die noch immer wachsenden Blüthenstiele vertical nach aufwärts und die Blüthe steht dann aufrecht.

Bei den Hymenomyceten ist das auf der Unterseite der Fruchtträger befindliche, aus Röhren, Zapfen etc. bestehende Hymenium positiv geotropisch; denn diese Theile stellen sich immer vertical abwärts, gleichgültig, welche Richtung der Fruchtträger besitzt, an welchem sie stehen.

N e g a t i v g e o t r o p i s c h sind alle diejenigen Stengel, welche durch vertical aufrechtes Wachsthum gekennzeichnet sind, also die blüthentragenden Hauptstengel der krautartigen Pflanzen und der Halmgewächse, die zum Baumstamme werdende Hauptaxe der Holzpflanzen, die aus der Erde hervorwachsenden Blüthenschäfte, sowie die meisten der sogenannten grundständigen Blätter, wo entweder das ganze Blatt in verticaler Stellung aus dem Boden hervorwächst, wie bei den meisten Monocotylen, oder wo die Blattfläche auf einem Blattstiele ruht und nur der letztere ausgeprägt verticale Stellung einnimmt. Wird ein wachsender Stengel horizontal gelegt, so krümmt sich nur der noch in Streckung begriffene unterhalb der Spitze liegende jüngere Theil in einem oder einigen Tagen meist in einem sanften Bogen aufwärts, das ganze ältere erwachsene Stück bleibt unverändert (Fig. 209 A). Wenn ein Baumstamm in widernatürliche Richtung kommt, so ist es sein Gipfeltrieb, welcher bei seinem Wachsthum sich vertical aufwärts krümmt. Ist ein Getreidehalm umgelegt worden, so bemerkt man nach einigen Tagen, dass an den Knoten desselben knieförmige Krümmungen entstanden sind, in Folge deren der Gipfeltheil des Halmes wieder senkrecht emporgerichtet wird (Fig. 209 B); die geotropische Bewegung ist also hier auf die Knoten beschränkt, die Internodien des Halmes zeigen durchaus keine Krümmung. Es hängt dies mit dem Umstande zusammen, dass diese Halme intercalare, an den Knotenpunkten liegende Vegetationszonen haben (S. 374), wo allein Wachsthum noch längere Zeit erfolgen kann. Der Knoten, welcher eigentlich den untersten, mit dem Halme zusammenhängenden Theil des Blattes darstellt, hinter welchem die noch wachsende Zone des Halminternodiums sich befindet, ist nun als ein wirkliches Bewegungsgelenk ausgebildet, also mit den schon früher von uns betrachteten Gelenken anderer Blätter zu vergleichen. Denn er besteht vorwiegend aus parenchymatischen, saftreichen Zellen. Messungen zeigen, dass die Krümmung des Knotens dadurch bewirkt wird, dass seine Unterseite in der horizontalen Lage sich durch Wachsthum sehr kräftig verlängert (Fig. 210, S. 468) und dadurch länger wird, als der Knoten eines in natürlicher Stellung stehen gebliebenen Halmes, an welchem keine Verlängerung zu bemerken ist. Die Oberseite ist dagegen nicht gewachsen, ja sogar deutlich verkürzt, indem sie oft kleine Querfalten oder eine Einknickung zeigt, während die Unterseite glatt erscheint. Dies rührt offenbar daher, dass die letztere, indem sie

sich verlängert und aufwärts krümmt, das Gewebe der Oberseite passiv zusammendrückt. Die aufrecht wachsenden Monocotylen-Blätter und die vertical stehenden Blattstiele grundständiger Dicotylen-Blätter haben meist einen basalen Vegetationspunkt (S. 374), und demgemäß tritt bei diesen Organen, wenn sie aus der natürlichen Richtung gebracht worden sind, die geotropische Aufwärtskrümmung an dem basalen Theile ein (Fig. 209 C), so lange als derselbe noch im Wachsen begriffen ist. Bei zusammengesetzten Blättern mit Gelenken (S. 140) ist der Blattstiel selbst unbeweglich, und allein die Gelenke sind es, welche die geotropische Aufwärtskrümmung ausführen, wie man an dergleichen Pflanzen erkennt, wenn man dieselben in verkehrter Richtung aufgestellt hat.

Negativ geotropisch sind auch die Stengel der meisten Laubmoose, der strauchförmige Thallus vieler Flechten und die aufrecht wachsenden Fruchtträger vieler Basidiomyceten und Ascomyceten, besonders die Stiele der Hutschwämme. Aus ihrer natürlichen orthotropen Richtung gebracht, machen alle diese Organe, so lange sie noch im Wachsen sich befinden, sehr energische, genau verticale Aufwärtskrümmungen.

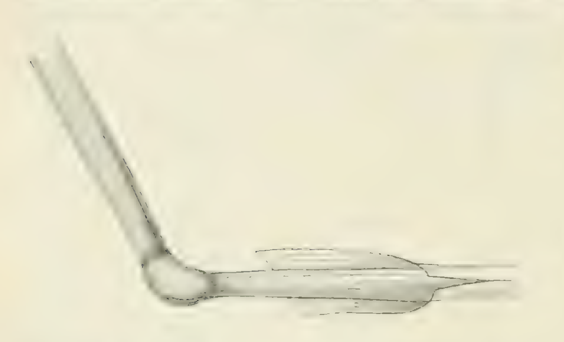


Fig. 210. Ein negativ geotropisch gekrümmter Knoten eines Getreidehalmes, in der unteren Hälfte stärker ausgedehnt, in der oberen verkürzt, so dass das links befindliche Halmglied aufgerichtet werde. Nach P[illegible].

Auch bei den negativ geotropischen Organen hängt die Größe des Krümmungsbogens immer von der jeweiligen Richtung ab, die das Organ besaß: horizontal gestellte Pflanzentheile krümmen sich in einem Viertelkreisbogen, solche, die man mit der Spitze nach unten gekehrt hat, lassen die Bewegung so lange fortgehen, bis sie etwa einen halben Kreisbogen zurückgelegt hat. Das Ziel der Bewegung ist also auch hier immer die verticale Stellung des wachsenden Organes, in welcher alle Seiten in gleicher Weise von der Schwerkraft beeinflusst sind und der letzteren also kein einseitiger Angriffspunkt mehr geboten ist.

Unter den zygomorphen Blüthen giebt es, wie Vöchting und Dufour gezeigt haben, mehrere, welche ihrem Bau nach von vornherein actinomorph sind und nur dadurch zygomorph werden, dass die Blüthentheile bestimmte geotropische Krümmungen annehmen, was Vöchting als Zygomorphie der Lage im Gegensatz zur Zygomorphie der Constitution bezeichnet. Es gehören dahin Dictamnus, Epilobium, Clarkia, Cleome, Epiphyllum, Asphodelus, Hemerocallis, Funkia, Amaryllis etc. So sind z. B. bei Epilobium die Kelchblätter negativ geotropisch, Griffel und Staubgefäße positiv geotropisch; später aber erheben sich die Sexualorgane und stellen sich horizontal; auch die Blumenblätter nehmen unter dem

Einfluss der Schwerkraft bestimmte Gleichgewichtslagen an, indem die unteren einen Winkel von 45°, die oberen nur einen solchen von 15° beschreiben. Der Geotropismus ist also hier ein Hülfsmittel, um diejenige Stellung der Blüthentheile der zygomorphen Blüthen zu erzielen, welche für das Fortpflanzungsgeschäft wichtig ist.

Da nun die Gravitation überall dieselbe Kraft ist und also auch immer als derselbe Reiz von der Pflanze empfunden werden muss, so bleibt nur die Annahme übrig, dass die verschiedenen Pflanzenorgane nach irgend welchen nicht näher bekannten inneren Structurverhältnissen, die ihnen eigenthümlich sind, auf diesen Reiz bald in der Form des positiven, bald in der des negativen Geotropismus, also durch zwei gerade entgegengesetzt orientirte Wachsthumsmodalitäten reagiren. Die Zweckmäßigkeit dieser Reactionen für den jeweiligen Pflanzentheil springt klar in die Augen. Denn wie die Wurzeln durch das Wachsen nach unten den für sie bestimmten Erdboden und dessen tiefere Schichten erreichen, finden Stengel, Blätter etc. durch ihr Wachsen nach oben Licht und Luft, also ihr eigentliches Lebenselement. Es ist auch wirklich keine zweckmäßigere Einrichtung denkbar, um die Organe unfehlbar nach unten oder nach oben gelangen zu lassen, als die, dass der Pflanze eine Empfindung für die Gravitation und eine Reactionsfähigkeit dagegen verliehen ist.

Der Beweis, dass die Schwerkraft die Ursache der geotropischen Bewegungen ist, liegt eigentlich schon in der Thatsache, dass an den verschiedensten Punkten der Erdoberfläche diese Bewegungen und die Richtungsverhältnisse der Pflanzen durch den Erdradius bestimmt sind, und dass jede andere Kraft dabei ausgeschlossen ist. Denn dem Lichte kommt hierbei keine Mitwirkung zu, da die Pflanzentheile auch in vollständiger Finsterniss sich geotropisch krümmen und genau verticale Richtung annehmen. Ebenso irrelevant ist die Natur des Mediums, da Wurzeln wie Stengel diese Bewegungen ausführen, gleichgültig ob sie sich in Erde, Wasser oder Luft befinden. Außerdem ist jener Beweis auch durch den zuerst von Knight 1806 gemachten Versuch erbracht worden, wobei die Anziehungskraft der Erde durch die Centrifugalkraft compensirt wird. Setzt man keimende Samen einer dauernden raschen Rotation in verticaler oder horizontaler Ebene aus, so verhalten sich die Wurzeln gerade so, als ob sie wie das Gewicht eines Pendels vom Rotationscentrum hinweggeschleudert würden, die Wurzelspitzen krümmen sich vom Rotationscentrum in radialer Richtung hinweg, während die Stengel sich entgegengesetzt verhalten und zum Rotationscentrum hinwachsen.

Man kann auch die geotropischen Bewegungen ganz aufheben, wenn man die Pflanzen successiv in alle möglichen Richtungen zum Erdmittelpunkt versetzt, wodurch die Pflanze den Reiz der Gravitation immer von wechselnden Seiten empfängt und jede Reaction immer durch die entgegengesetzte wieder ausgeglichen werden muss. Bringt man an einem sogenannten Klinostat auf die horizontale, durch ein Uhrwerk in halb- oder ganzstündige Rotationen versetzte Axe keimende Samen, so beschreiben die daraus hervorwachsenden Wurzeln und Stengel gar keine bestimmt orientirten Krümmungen, sondern wachsen in den verschiedensten Richtungen fort, welche ihnen durch die jeweilige Lage der Samen von vornherein gegeben war. Es kann dabei eben zu keiner geotropischen Krümmung kommen, weil immer eine gewisse Zeit erforderlich ist, damit eine Wirkung der Schwere auf die Wachsthumsrichtung stattfinde, und bevor der Pflanzentheil Zeit gehabt hat, eine Krümmung nach unten oder nach oben zu machen, befindet er sich schon wieder in Folge der Rotation in einer anderen Lage, die ihn nöthigen würde, die gerade entgegengesetzte Krümmung zu machen.

Ueber den Mechanismus der geotropischen Bewegungen waren eine Zeit lang durch HOFMEISTER irrige Ansichten verbreitet worden. Derselbe erklärte die geotropischen Krümmungen der Wurzelspitzen für eine passive Bewegung, welche das Gewebe dieser Theile in Folge eigener Schwere und wegen seiner supponirten zähflüssigen Beschaffenheit ausführen müsse, etwa wie die durch Erwärmen weich gemachte Spitze einer Siegellackstange. Die geotropischen Aufwärtskrümmungen dagegen suchte HOFMEISTER aus Aenderungen der Gewebespannungen abzuleiten: wie sich ein Stengel nach der entgegengesetzten Seite krümmen muss, wenn ihm auf der einen Seite die negativ gespannten Gewebe ganz abgenommen worden sind, so dachte sich HOFMEISTER, dass an horizontal gestellten Stengeln die negativ gespannten Gewebe der nach unten gekehrten Seite größere Dehnbarkeit annehmen und damit Veranlassung zu der Krümmung des Stengels nach der andern Seite geben. Die ältere von KNIGHT herrührende Ansicht suchte den negativen Geotropismus durch die Annahme zu erklären, dass der Nahrungssaft in einem horizontal liegenden Pflanzentheile durch seine Schwere nach der unteren Seite sinke und dort zu einer stärkeren Ernährung Veranlassung gebe. Ich habe den Nachweis geführt, dass sowohl die positiven wie die negativen geotropischen Bewegungen auf keinem anderen Vorgange als dem des Wachsens beruhen. Dass die Krümmungen der Wurzelspitzen keine passiven, sondern active Bewegungen sind, habe ich durch zahlreiche überzeugende Versuche festgestellt. Ich will hier nur auf eine dies hinlänglich beweisende Erscheinung hinweisen, dass nämlich die Wurzelspitzen mit geotropischen Krümmungen sogar in das specifisch schwerere Quecksilber eindringen, wenn man keimende Samen mit ihren Wurzeln in geeigneter Weise befestigt auf dieses Metall legt. Auch das Eindringen der Wurzeln in den bisweilen sehr harten Erdboden und das Vordringen der Wurzelspitze in demselben, wobei sie die Bodentheilchen aus einander schieben muss, ist nur durch eine active Kraft der geotropischen Bewegung zu erklären. Dass bei dem negativen Geotropismus nicht die Gewebespannungen, sondern auch das Wachsthum der bewegende Factor ist, habe ich festgestellt erstens durch den Nachweis von Fällen, wo solche Bewegungen stattfinden, ohne dass Gewebespannungen bestehen, zweitens durch die Beobachtung, dass, wenn man an einem geotropisch sich aufwärts krümmenden Stengel die einzelnen Gewebe isolirt, so dass die Gewebespannungen aufgehoben werden, dennoch die entsprechenden Gewebe der Ober- und Unterseite in ihrer Länge derart differiren, dass die der Oberseite kürzer als die der Unterseite sind, eben weil letztere stärker als erstere in die Länge gewachsen sind und dadurch die Bewegung veranlasst haben. Untersucht man mikroskopisch die geotropisch gekrümmten Pflanzentheile, wie Wurzelspitzen, Stengel, Halmknoten u. dergl., so findet man in der convexen, also länger gewordenen Seite immer längere und also wasserreichere Zellen, während die entsprechenden Zellen der concaven Seite kleiner sind und also ein geringeres Volumen Inhalt besitzen. Es sind also thatsächlich die Zellen der convexen Seite stärker gewachsen als die der entgegengesetzten. Hier ist auch die von G. KRAUS festgestellte Thatsache zu erwähnen, dass der Zellsaft der convexen Seite minder concentrirt ist als derjenige der concaven, und absolut ärmer an Zucker und freier Säure, offenbar weil diese Stoffe hier zum Wachsthum der Zellhäute verbraucht werden, und dass Sprosse, welche horizontal gelegt werden, noch bevor die Krümmung beginnt, eine Vermehrung ihres Zuckergehaltes unter Verminderung des Säuregehaltes zeigen. Uebrigens kommen nicht bloß an cellulär gebauten, sondern auch an einzelligen Pflanzen geotropische Bewegungen vor, wie z. B. an den Schläuchen von Vaucheria, welche sich negativ geotropisch krümmen, und dies zeigt deutlich, dass nicht Verschiedenheiten des zelligen Baues, sondern nur das einseitig stärkere Längenwachsthum der Membran einer jeden Zelle des betreffenden Organes, welche aus der verticalen Richtung abgelenkt ist, die geotropische Bewegung hervorbringt.

Eine scheinbare Ausnahme von der Regel, dass nur Organe, die noch im Wachsen begriffen sind, geotropischer Bewegungen fähig sind, ist eine neuerdings von mir gemachte Beobachtung, wonach an Fichten und Rosskastanien, die ich umgekehrt aufgestellt hatte, nicht bloß die neuen Frühlingstriebe sich krümmten, sondern

auch die bereits ein- und zweijährigen, völlig erwachsenen und verholzten Theile des Stammes im Laufe des Sommers sich in einem deutlichen Bogen nach oben krümmten. Hierbei konnten also nur die Cambiumzellen und die daraus neu entstehenden Holzzellen, indem sie an der unteren Seite größere Länge als an der oberen annahmen, die Ursache der Krümmung gewesen sein; doch bedarf die Erscheinung genauerer Untersuchung.

Wenn wir das einseitig verstärkte Wachsthum einer geotropischen Zelle oder eines geotropischen cellulären Körpers als die Reaction auf den durch die Gravitation bewirkten Reiz ansehen, so sagen wir damit nur, dass dies der äußerlich zuerst wahrnehmbare Erfolg ist. Ohne Zweifel gehen schon andere Processe in der Zelle voraus, welche erst jene Reaction zur Folge haben. Das Protoplasma muss auch hier als der Empfänger des Reizes betrachtet werden, und wir müssen annehmen, dass in ihm zunächst unsichtbare Aenderungen der Structur als nächste Reizwirkungen eintreten. In dieser Beziehung dürfen wir auch hier wieder vermuthen, dass der Aenderung des Wachsthums eine Aenderung der Turgorkräfte vorausgehe. Hierfür spricht eine Beobachtung von Pfeffer, wonach die Blätter von Phaseolus, wenn man die Pflanze umkehrt, vermittelst ihrer Gelenke deutliche geotropische Aufwärtskrümmungen ausführen, während die Blattstiele unbeweglich sind; diese Krümmungen werden zunächst nur durch Wasseraufnahme in die Zellen des Gelenkes hervorgebracht, denn sie gleichen sich, wenn die Pflanze darnach wieder aufrecht gestellt wird, nach etwa 24 Stunden wieder völlig aus. Kohl und Wortmann sehen, wie oben erwähnt, den Mechanismus der geotropischen Wirkung in der von ihnen beobachteten stärkeren Ansammlung von Protoplasma und stärkerer Membranverdickung der Zellen der concaven Seite, wodurch die dünneren Membranen der convexen Seite durch den Turgordruck stärker gedehnt werden. Auch Erscheinungen von Nachwirkung sprechen dafür, dass dem geotropischen Wachsen schon unsichtbare Veränderungen in den Zellen vorausgegangen sein müssen. Lässt man eine Wurzel oder einen Stengel eine Zeit lang in horizontaler Richtung stehen und giebt diesen Organen, noch bevor eine sichtbare Krümmungsbewegung an ihnen eingetreten ist, eine andere Lage, so stellt sich dann doch eine mehr oder minder deutliche Krümmung ein, und zwar eine solche, wie sie nach der anfänglichen Lage, in welcher das Organ den Reiz der Schwere empfing, erwartet werden musste.

Bemerkenswerth ist, dass die für die Schwerkraft sensiblen Zellen nicht immer dieselben sind, an welchen die Reaction in Form der geotropischen Bewegung auftritt. Es bezieht sich dies besonders auf die von Darwin entdeckte Empfindlichkeit der Wurzelspitze. Schneidet man einer Wurzel die Spitze in etwa 1 bis 1,5 mm Länge ab, so macht eine solche Wurzel keine geotropischen Krümmungen; sie wächst in jeder ihr gegebenen Richtung fort. Wiesner wollte dies einfach aus dem Unterbleiben des weiteren Wachsthums an decapitirten Wurzeln erklären und bestritt also das von Darwin angenommene Empfindungsvermögen der Wurzelspitze. Aus den näheren Untersuchungen Kirchner's, Brunchorst's u. A. hat sich jedoch ergeben, dass auch decapitirte Wurzeln in die Länge wachsen, manche wohl langsamer, andere aber eben so stark, ja manchmal noch stärker als unverletzte, ohne dass sie dabei sich geotropisch krümmten. Es ist also unleugbar, dass bei den Wurzeln die Empfindung für die Schwerkraft in der Wurzelspitze, also in den Meristemzellen des Vegetationspunktes, ihren Sitz hat. Um etwas Aehnliches handelt es sich bei der Beobachtung Vöchting's, wonach die Blüthenstiele von Papaver ihre positiv geotropische Abwärtskrümmung ausgleichen, nämlich sich aufrichten, sobald die Blüthenknospe abgeschnitten wird, wobei es nur der Fruchtknoten ist, welcher diese Empfindlichkeit in sich trägt, indem bei bloßer Zerstörung der äußeren Blüthentheile jener Erfolg nicht eintritt. In allen diesen Fällen bleibt es freilich unbekannt, in welcher Weise der Reiz von den empfindsamen Zellen auf die in Streckung begriffene und die geotropische Krümmung ausführende Region des Organes übertragen wird. An den negativ geotropischen Stengeln ist dagegen nicht die Spitze des Organes der sensible Theil, sondern hier ist es die geotropisch bewegliche Partie selbst. Denn man kann sogar an einem abgeschnittenen Stücke eines Stengels, von welchem der

obere Theil abgetrennt ist, oder an dem Knoten eines isolirten Halmstückes, wenn man solche Theile in feuchten Sand steckt, geotropische Krümmungen beobachten.

Ein Beweis dafür, dass die geotropischen Bewegungen durch Wachsen vermittelt werden, liegt auch darin, dass diese Bewegungen unterbleiben unter den Bedingungen, welche das Wachsen sistiren, besonders also, wie ich nachgewiesen habe, durch Temperaturerniedrigung unterhalb der unteren Temperaturgrenze des Wachsens.

B. Der Transversalgeotropismus oder Diageotropismus. Es wurde schon oben angedeutet, dass keineswegs alle Pflanzentheile orthotrop sind. Viele besitzen unter natürlichen Verhältnissen ebenso constant eine gegen die Verticale geneigte Richtung: sie stehen oft genau horizontal oder in einer der Horizontalen mehr oder weniger genäherten schiefen Stellung; man hat solche Pflanzentheile plagiotrop genannt. Auch diese Stellungen beruhen auf besonderen Ursachen, denn wir sehen, dass die betreffenden Pflanzentheile bei ihrer Entwickelung diese ihre natürliche Lage meist erst durch entsprechende Bewegungen gewinnen und, solange sie noch wachsthumsfähig sind, dieselbe auch wieder erreichen, wenn sie absichtlich in eine andere Richtung versetzt und darin festgehalten worden sind. Diese Thatsache ist von mir zuerst festgestellt worden, desgleichen auch, dass die richtende Kraft hierbei entweder die Schwerkraft oder das Licht ist. Nur soweit die erstere die Ursache solcher Bewegungen ist, sollen diese hier besprochen werden. Um dieselben von dem gewöhnlichen Geotropismus zu unterscheiden, welcher die Pflanzentheile in orthotrope Stellung versetzt, ist von mir der Ausdruck Transversalgeotropismus, von DARWIN Diageotropismus vorgeschlagen worden. Es ist leicht zu entscheiden, ob ein plagiotroper Pflanzentheil seine Richtung der Schwerkraft verdankt: man braucht ihn nur in einen vollkommen dunkeln Raum zu bringen und ihn hier sich entwickeln zu lassen oder ihn hier in eine andere Richtung zu versetzen; führt er auch dann diejenigen Bewegungen aus, durch die er horizontale Richtung gewinnt, so gehört er zu den transversalgeotropischen. Von den nachstehend besprochenen Pflanzentheilen ist dieses festgestellt.

Die transversalgeotropischen Pflanzentheile haben einen zweifachen Charakter, sie sind entweder polysymmetrisch oder bilateral, und darnach sind auch die geotropischen Bewegungen, die sie ausführen, etwas verschiedenartig.

Nur wenige wirklich polysymmetrische Organe giebt es, welche diageotropisch sind. Hierher gehören vorzugsweise gewisse unterirdische Pflanzentheile, besonders die aus den vertical abwärts wachsenden Pfahlwurzeln entspringenden Seitenwurzeln erster Ordnung. Bei den meisten Phanerogamen, besonders bei den Papilionaceen, wachsen die am oberen Theile der Pfahlwurzel stehenden stärkeren Seitenwurzeln wenigstens anfangs fast genau horizontal, um erst, wenn sie größere Länge erreicht haben, allmählich mehr schief nach unten weiter zu wachsen; die übrigen Seitenwurzeln haben mehr eine schief absteigende, etwa um 45° zum Horizonte geneigte Richtung. Hält man die Hauptwurzel zu der Zeit, wo diese Seitenwurzeln entstehen oder noch jung sind, in einer von ihrer

natürlichen verticalen Richtung abweichenden Lage fest, so machen jene Seitenwurzeln mit ihren wachsenden Spitzen Krümmungen, durch welche sie sich auf kürzestem Wege immer wieder in ihre natürliche Richtung zum Horizonte versetzen. Dasselbe gilt von den horizontal im Boden hinwachsenden Rhizomen von Scirpus maritimus, Heleocharis palustris, Sparganium ramosum, sowie von den unterirdischen ausläuferartigen Stengeltrieben der Kartoffelpflanze, an denen die Knollen sich entwickeln, und wahrscheinlich gehören hierher alle die zahlreichen Rhizome, welche durch einen horizontal im Erdboden hinkriechenden Wuchs charakterisirt sind. Bei allen diesen polysymmetrischen Organen wird die transversale Stellung einfach dadurch erreicht, dass, je nachdem das Organ nach oben oder nach unten abgelenkt worden war, es sich um den erforderlichen Winkel krümmt, bis wieder horizontale Stellung erreicht ist, gleichgültig welche Seite dabei nach oben gekehrt wird; die horizontale Richtung der Längsaxe ist das einzige durch die Bewegung angestrebte Ziel, die Ruhelage des Organs, in welcher dann das Wachsthum keinerlei Beeinflussung durch die Schwerkraft mehr erfährt. Nach Vöchting beruht die horizontale Stellung, welche die Blüthen von Narcissus, Agapanthus und Hemerocallis einnehmen, ebenfalls auf Transversalgeotropismus; nur weicht Narcissus insofern von den erwähnten Rhizomen ab, als die Schwerkraft nur dann auf das Organ wirkt, wenn es senkrecht oder schief nach oben, nicht wenn es vertical abwärts gehalten wird.

Weit complicirter und schwerer begreifbar sind die von mir zuerst genauer ermittelten Reactionen des Wachsthums solcher transversalgeotropischer Organe, welche bilateralen Charakter haben. Wir betrachten zuerst die horizontal wachsenden Seitensprosse mehrerer Coniferen, wie Abies pectinata, Taxus baccata etc., an denen die Nadeln nach links und rechts so gestellt sind, dass sie in der Horizontalebene und alle mit den morphologischen Oberseiten nach oben liegen. Diesen Richtungsverhältnissen verdanken die genannten Coniferen auch ihren charakteristischen Baumwuchs, indem von dem verticalen Baumstamme alle Aeste in ungefähr horizontaler Richtung ausgehen. Zur Zeit, wo diese Sprosse aus ihren Knospen hervortreten, sind sie noch nicht bilateral, aber bereits transversalgeotropisch: sie krümmen sich wie die polysymmetrischen Rhizome und Seitenwurzeln horizontal, wenn sie in einer davon abweichenden Richtung sich befinden, und gleichgültig, welche Seite dabei zur oberen wird. Erst in der so gewonnenen Stellung werden sie durch den Einfluss von Schwerkraft und Licht bilateral (S. 416), was besonders auch durch die zweizeilig horizontale Orientirung ihrer Blätter zum Ausdrucke kommt. Jetzt ist es nicht mehr gleichgültig, welche Seite nach oben liegt: hält man einen solchen Spross noch während seines Wachsens in umgewendeter horizontaler Stellung, so beschreibt er in der Regel eine Axendrehung, welche so lange fortgeht, bis die natürliche Oberseite wieder nach oben zu liegen kommt. Und hat man ihn in senkrecht aufrechte oder abwärts gekehrte Stellung versetzt, so führt er die gewöhnlichen transversalgeotropischen Krümmungen nach unten, beziehendlich nach

oben aus, jedoch immer in derjenigen Ebene, welche die Ebene seines bilateralen Baues rechtwinklig schneidet, und zwar so, dass immer wieder die natürliche Oberseite zenithwärts zu liegen kommt.

Auch zahlreiche Laubhölzer besitzen plagiotrope Sprosse. Auch hier hängt die meist ausgebreitete Form der Baumkrone damit zusammen. Eine Ausnahme macht die Pyramidenpappel, bei welcher alle Sprosse entschieden negativ geotropisch wachsen und deshalb eine aufrecht pyramidale Krone erzeugen. Auch bei manchen anderen Bäumen haben die Zweige eine mehr nach oben strebende Richtung in Folge von negativem Geotropismus, während bei den sogenannten Trauerbäumen, d. s. Varietäten mit abwärts wachsenden Zweigen, der Geotropismus in den letzteren ganz fehlt, so dass dieselben ihrem eigenen Gewichte folgend in der Richtung nach abwärts fortwachsen. Eine ausgeprägte Neigung, horizontal zu wachsen, haben dagegen die Sprosse von Tilia, Ulmus, Celtis, Carpinus, Fagus etc. Sie sind transversalgeotropisch und bilateral. Ihre Blätter stehen nämlich alternirend zweireihig, und immer ist die Blattstellungsebene horizontal, so dass die Blätter links und rechts an den Seiten des Sprosses sich befinden und mit ihm in einer Ebene liegen. Hier ist aber die Bilateralität inhärent; sie wird nicht erst durch die jeweilige Orientirung zur Gravitationsrichtung bestimmt, sondern ist, wie den meisten bilateralen Organen, dem Sprosse schon von Anfang an, d. h. schon im Knospenzustande eigen. Darum treten hier bereits beim Oeffnen der Knospen die transversalgeotropischen Torsionen ein, durch welche die prädestinirte Oberseite des Sprosses nach oben gekehrt wird. In Folge der Stellung der Knospe liegt nämlich die Blattstellungsebene dieser Sprosse ursprünglich in einem Winkel gegen die Horizontale geneigt; daher muss jeder solche Spross beim Hervorwachsen aus seiner Knospe eine entsprechende Axendrehung ausführen. Das Gleiche thut seine fortwachsende Spitze auch späterhin, sobald man den Spross in umgekehrte wagerechte Lage bringt, während er aus aufrechter oder abwärts gerichteter Stellung durch die entsprechenden Krümmungen, wie sie von den Coniferensprossen beschrieben wurden, in transversale Lage übergeht.

Auch manche Laubholzsprosse mit decussirter Blattstellung, wie die von Lonicera, Philadelphus, Deutzia, machen transversalgeotropische Bewegungen, nur wegen der veränderten morphologischen Verhältnisse in etwas anderer Art. Es wird nämlich durch diese Bewegungen erzielt, dass an den horizontalen Sprossen die Blätter, welche hier der Anlage nach in vier Zeilen stehen, in eine einzige Ebene, die zugleich die Horizontalebene des Sprosses ist, zu liegen kommen, so dass der letztere wie ein zweizeilig beblätterter erscheint. Beim Austreiben dieser Sprosse kommen die Internodien, deren jedes also immer ein Blattpaar trägt, successiv zur Entwickelung; jedes führt, sobald es den geeigneten Entwickelungszustand erreicht hat, eine Axendrehung aus, durch welche es die Insertionsebene seines Blattpaares horizontal stellt; selbstverständlich muss das nächste Internodium, da es durch die Drehung seines Vorgängers mit bewegt worden ist, allemal in der entgegengesetzten

Richtung wie das vorhergehende um einen Viertelkreisbogen tordiren, um ebenfalls auf kürzestem Wege in transversale Lage zu gelangen.

Es erübrigt noch, die Blätter der beschriebenen transversalgeotropischen Sprosse zu betrachten. Auch sie machen sehr auffallende transversalgeotropische Bewegungen. Es handelt sich hier um lauter Organe, die ebenfalls schon von vornherein eine inhärente Bilateralität besitzen; stets ist ihre morphologische Oberseite durch ein chlorophyllreiches Mesophyll und eine meist spaltöffnungslose Epidermis, die Unterseite durch ein chlorophyllärmeres Schwammparenchym und eine spaltöffnungführende Epidermis ausgezeichnet. Sie stellen sich unter dem Einfluss der Schwerkraft so, dass sie an dem horizontalen Sprosse mit ihren Blattflächen ebenfalls in einer wagerechten Ebene liegen, wobei ihre morphologische Oberseite nach oben gekehrt ist. Je nach der Seite des Sprosses, an welcher sie inserirt sind, erreichen sie dies durch Krümmungen oder Axendrehungen, wie z. B. eine genauere Betrachtung eines jedes horizontal gewachsenen Tannensprosses lehrt (Fig. 211). Hierbei dienen diesen Blättern hauptsächlich die Blattstiele als Bewegungsorgan. Bei den von Natur zweizeiligen oder durch Internodiendrehungen zweizeilig gewordenen Blättern braucht der Blattstiel nur eine Viertelkreistorsion auszuführen, damit die Blattfläche in diese Lage gebracht wird; auch dies geschieht immer auf dem kürzesten Wege, d. h. die an der rechten Seite stehenden Blätter drehen sich rechts-die an der linken befindlichen linksum, wie die Betrachtung jedes Horizontalsprosses der Linde, Ulme, Buche, Philadelphus lehren kann.

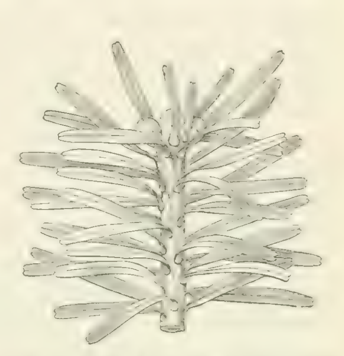


Fig. 211. Spitze eines horizontalen transversalgeotropischen Zweiges von Abies pectinata, dessen Blätter an der Oberseite des Zweiges gescheitelt und zweizeilig gewendet sind durch Drehung des Blattstieles.

Unter den Kryptogamen sind als transversalgeotropische Organe besonders die Hüte der Hymenomyceten zu nennen, die auf ihrer Unterseite das Hymenium tragen, welches seinerseits, wie wir oben sahen, positiv geotropisch ist. Denn diese Hutflächen stehen immer horizontal mit der Hymeniumseite nach unten, mögen sie nun auf einem vertical gewachsenen Stiele stehen oder ohne Stiel aus einem Baumstamme, aus Holzwerk u. dergl. entspringen, gleichgültig, welche Richtung diese Unterlagen haben.

Auch die transversalgeotropischen Bewegungen beruhen auf dem Wachsthum. Haben die beschriebenen Organe einmal ihr Wachsen beendigt, so kehren sie nicht mehr in ihre natürliche Lage zurück, wenn man sie aus derselben gebracht hat. Am längsten bleiben die Blätter beweglich; selbst wenn sie anscheinend voll erwachsen sind, machen sie durch Krümmungen und Torsionen des Stieles wenigstens noch Anstrengungen, um ihre natürliche Lage wieder zu gewinnen; es hängt dies

mit der ziemlich lange anhaltenden, zuletzt allerdings immer schwächer werdenden Wachsthumsfähigkeit der Blattstiele, besonders der Blattstielbasen zusammen. Wie bei den geotropischen Wachsthumsbewegungen überhaupt wird wohl auch hier zunächst durch Aenderungen des Turgors das betreffende Wachsthum eingeleitet; denn nach de Vries gleichen sich soeben begonnene geotropische Bewegungen noch aus, wenn der Pflanzentheil durch Einlegen in Zuckerlösung plasmolysirt wird.

Wir haben also hier Pflanzentheile vor uns, welche auf die Empfindung der Schwere mit ihrem Wachsthum in ganz anderer Art reagiren als die gewöhnlich geotropischen Organe. Eine Erklärung dieser schwierigen Verhältnisse ist von mir versucht worden; ich finde nicht, dass seitdem etwas besseres an deren Stelle gesetzt worden ist; denn die anderen Versuche treffen entweder die Sache nicht oder gehen von irrigen Voraussetzungen aus. Eine Regulirung des Wachsthums derart, dass die beschriebenen Bewegungen zu Stande kommen, kann nur begreiflich werden, wenn man nicht bloß an dem ganzen Organ, sondern auch in den einzelnen wachsenden Zellen eine Polarität annimmt, nämlich eine Differenz von Basis und Spitze und von Ober- und Unterseite. Denn sonst wüsste das Organ nicht, wie es bei seinen Krümmungen oder Torsionen stets auf dem kürzesten Wege transversale Lage zu erreichen hat, und sonst würde nicht gerade diejenige horizontale Lage, in der die Oberseite zenithwärts gekehrt ist, die Ruhelage sein können.

Die Aenderung des Wachsens besteht bei diesen Bewegungen darin, dass, wenn das Organ aufgerichtet worden ist, die morphologische Oberseite stärker als die Unterseite, dagegen, wenn es nach unten gerichtet worden, schwächer als die Unterseite sich verlängert, so lange bis horizontale Stellung erreicht ist. Die Torsionen aber können nur dadurch entstehen, dass die peripherischen Partien durch Wachsen eine stärkere Verlängerung erfahrèn als die centralen, d. h. als die Fibrovasalstränge. Wie jedoch die Drehungsrichtung hierbei bestimmt wird, ist ein noch zu lösendes Problem. Die Meinung, dass ein einseitiges Belastungsmoment des ganzen Organes hierbei entscheidend sein möchte, habe ich widerlegt, indem ich diese Torsionen auch unter Wasser, worin umgekehrt die Pflanzenorgane der specifisch leichtere Theil sind, gerade in demselben Sinne wie in der Luft eintreten sah.

Literatur. Knight, Philosophical Transactions 1806. I. pag. 99. — Dutrochet, Recherches anatom. et physiolog. Paris 1824. — Hofmeister, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1863. III. — Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868. — Bot. Zeitg. 1868. pag. 561 u. 1873. Nr. 2. — Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870. — Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 38 u. 88. — Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. pag. 193, 385, 584. und II. pag. 209. — Flora 1873. pag. 321. — Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1874. pag. 811. — Cisielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Cohn's Beitr. z. Biologie. 1871. I. 2. — De Vries, Landwirthsch. Jahrb. 1880. IX. pag. 502. — Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. 1872. u. Flora 1873. pag. 313. — Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanze. Stuttgart 1881. — Elfving, Beitrag zur Kenntniss der Wirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Acta soc. Fenn.

XII. 1880. — DETLEFSEN, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg II. pag. 627. — WIESNER, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881. — Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. Wien 1884. pag. 223. — Berichte der deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 72. — FRANCIS DARWIN, On the connection between Geotropism and Growth. Journ. of the Linn. Soc. 1882. pag. 218. — KIRCHNER, Ueber die Empfindlichkeit der Wurzelspitze etc. Referat in Botan. Centralbl. XIII. 1883. pag. 180. — BRUNCHORST, Die Function der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 78. — FIRTSCH, Zur Kenntniss der geotropischen Reizbarkeit der Wurzelspitze. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 248. — NOLL, Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüthen etc. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg III. 1885. — VÖCHTING, Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882. — Ueber die Ursachen der Zygomorphie. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1885. pag. 341. — Ueber Zygomorphie und deren Ursachen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XVII. pag. 297. — DUFOUR, De l'influence de la gravitation sur les mouvements de quelques organes floraux. Arch. des sc. phys. et nat. de Genève. Novembre 1885. — G. KRAUS, Wasservertheilung in der Pflanze. Abhandl. Naturf. Ges. Halle XV. — KOHL, Plasmavertheilung und Krümmungserscheinungen. Forschungen aus d. bot. Gart. Marburg 1885. I. pag. 161. — WORTMANN, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Botan. Zeitg. 1887. pag. 785 und Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 459. — Botan. Zeitg. 1889. pag. 453. — ELFVING, Sur la courbure des plantes. Journ. de Bot. 16. Juni 1888. — NOLL, Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg III. pag. 496.

§ 64. V. Der Heliotropismus. Die Eigenschaft vieler Pflanzentheile, eine bestimmte Richtung gegen das Licht einzunehmen, gehört zu den gewöhnlichsten und bekanntesten Erscheinungen und ist schon von den älteren Physiologen mit dem Ausdruck Heliotropismus belegt worden. Das Licht wirkt in ganz analoger Weise als ein Reiz auf wachsende Pflanzentheile, wie es die Schwerkraft thut, und allen den verschiedenen Reactionen, welche wir an den Pflanzen der Schwerkraft gegenüber kennen gelernt haben, begegnen wir auch beim Lichte, so dass sich fast alles, was vom Geotropismus gesagt worden ist, auch auf den Heliotropismus übertragen lässt, wenn man nur an Stelle des Anziehungsmittelpunktes der Erde die Lichtquelle und an Stelle der Richtung des freien Falles die Richtung der Lichtstrahlen setzt. Wir haben daher auch ebenso verschiedene Arten von Heliotropismus zu unterscheiden wie beim Geotropismus und beginnen zunächst mit dem

A. gewöhnlichen Heliotropismus. Der Einfluss des Lichtes auf die Richtung der Pflanzentheile tritt am deutlichsten hervor, wenn die letzteren nur von einer Seite her beleuchtet werden, wie es z. B. an Pflanzen der Fall ist, die in einem Zimmer nahe dem Fenster stehen. Die allermeisten oberirdischen Stengelorgane, jedenfalls die aufrecht wachsenden mit Laubblättern besetzten Stengel, sowie die aufrechten Blüthenschäfte, desgleichen die Stiele der großen aus dem Erdboden oder aus der Stengelbasis entspringenden sogenannten grundständigen Blätter krümmen sich in solchem Falle nach dem Lichte hin, indem ihre dem Lichte zugekehrte Seite concav wird, und zwar geht diese Bewegung so lange fort, bis die oberen Theile des betreffenden Organes mit ihrer Längsaxe ungefähr parallel der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen

stehen; in dieser Richtung wächst dann der Pflanzentheil weiter, so lange als die Beleuchtungsrichtung unverändert bleibt. Auch an den Fruchtträgern vieler Pilze lässt sich bei einseitiger Beleuchtung deutlich eine Krümmung gegen das Licht beobachten. Man kann daher den betreffenden Pflanzentheilen jede beliebige Richtung geben, wenn man einseitige Beleuchtung etwa unter Anwendung geeigneter Spiegelung in der gewünschten Richtung auf die Pflanze fallen lässt. Wir nennen diese der Lichtquelle zugekehrte Krümmungsbewegung positiven Heliotropismus. Sind positiv heliotropische Organe von allen Seiten gleicher Beleuchtung ausgesetzt, wie es der Fall ist, wenn die Pflanzen auf freiem Felde wachsen, so kann natürlich keine einseitige Krümmung erfolgen, die Resultirende aus allen Lichtwirkungen ist die Verticale, und darum wachsen hier die betreffenden Stengel und Blattstiele gerade aufrecht. Man sieht daher im Freien wegen der allseitig gleichen Beleuchtung von heliotropischen Krümmungen nicht viel. Aber doch sind sie an besonders lichtempfindlichen Organen auch hier zu finden. So sieht man an sonnigen Tagen die Stiele vieler Blüthen und Blüthenstände, z. B. beim Mohn, bei der Sonnenblume, bei vielen Cruciferen etc. immer der Sonne zu gekrümmt, so dass sie geradezu dem täglichen Gange der letzteren folgen und dadurch die offenen Blüthen immer nach der Sonnenseite kehren. Es erhellt aus dem Vorstehenden, dass bei den positiv heliotropischen Organen, welche alle zugleich ausgeprägten negativen Geotropismus besitzen, das Licht der stärkere Reiz gegenüber der Schwerkraft ist, sonst würden sich dieselben bei einseitig schiefer Beleuchtung, wo ja immer auch die Schwerkraft auf sie einwirkt, nicht dem Lichte zuwenden können.

Es giebt aber auch Pflanzentheile, welche bei einseitiger Beleuchtung die entgegengesetzte Bewegung machen, also das Licht fliehen und sich der dunkleren Seite zu krümmen; wir haben dann einen negativen Heliotropismus. Hierher gehören nur wenige und unter sich sehr verschiedenartige Fälle. Dabei tritt auch meist der bemerkenswerthe Umstand hervor, dass die Intensität des Lichtes maßgebend ist, meist in dem Sinne, dass die betreffenden Pflanzentheile schwachem Lichte gegenüber unempfindlich oder sogar positiv heliotropisch sich verhalten, und erst bei einer gewissen stärkeren Intensität des Lichtes von dem letzteren sich hinweg krümmen. Die Wurzeln mancher Pflanzen, wie z. B. bei Sinapis alba (Fig. 212, S. 479), Lepidium sativum, Helianthus, Pisum, Vicia Faba, Zea mais etc., desgleichen auch die Wurzelhaare der Farnprothallien und der Marchantia sind negativ heliotropisch, was man am besten beobachtet, wenn man dieselben in einem Glasgefäß in Wasser oder feuchter Luft wachsen lässt und dabei nur von einer Seite her beleuchtet; sie krümmen sich dann in einem starken Bogen vom Lichte weg, so dass ihr Spitzentheil ganz horizontal werden kann. Auch die Luftwurzeln zahlreicher Pflanzen sind negativ heliotropisch, wodurch sie dem dunklen Substrate, auf welchem sie wachsen, angedrückt werden. Ebenso ist das hypocotyle Glied der keimenden Mistel negativ heliotropisch

und wird dadurch dem Baumaste, in welchen dieser Parasit eindringen muss, angepresst. Von oberirdischen Organen sind erstens die Ranken von Vitis und Ampelopsis zu nennen, welche sich immer vom Lichte weg krümmen und dadurch nach der Stütze oder nach der Mauer, an welche diese Organe sich anklammern sollen, gelenkt werden. Die Stengel von Tropaeolum majus und von Cucurbita sind in schwachem Lichte gleich anderen Stengeln positiv heliotropisch; stärkerem Lichte gegenüber aber verhalten sie sich negativ und werden dadurch dem Erdboden oder der Mauer, an welcher sie wachsen, angedrückt. Auch die Richtung, welche der Epheustengel einschlägt, indem er an Baumstämme oder an Mauern angepresst in die Höhe wächst, ist nach SACHS die Resultirende aus negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus. Auch manche an der Oberfläche des Erdbodens hinkriechende Stengel verdanken diese Richtung einem negativen Heliotropismus, wie ich an Lysimachia nummularia nachgewiesen habe, welche im Dunkeln sich vertical aufrichtet. Die Spitzen mancher aufrecht wachsender Stengel, wie die von Solidago canadensis, machen halbkreisförmige Hakenkrümmungen, wodurch die Spitze genau vertical abwärts gekehrt wird, was an gewöhnliche Nutationen erinnert; hier ist dies aber eine Folge von negativem Heliotropismus, denn im Dunkeln richten sich diese Sprossspitzen gerade aufrecht. Wir haben darin zugleich einen Fall, wo der heliotropische Charakter eines und desselben Organes in einer gewissen Entwickelungsperiode wechselt; denn mit Beendigung ihres Längenwachsthums richten sich diese Stengel auf und sind dann positiv heliotropisch. Einen ebensolchen Wechsel im umgekehrten Sinne zeigen manche Blüthenstiele, welche zur Blüthezeit stark positiv heliotropisch sind, zur Zeit der Fruchtreifung aber negativ heliotropisch werden, wodurch sie sich in einem Bogen abwärts krümmen, wie bei Linaria, Cymbalaria und Cyclamen.

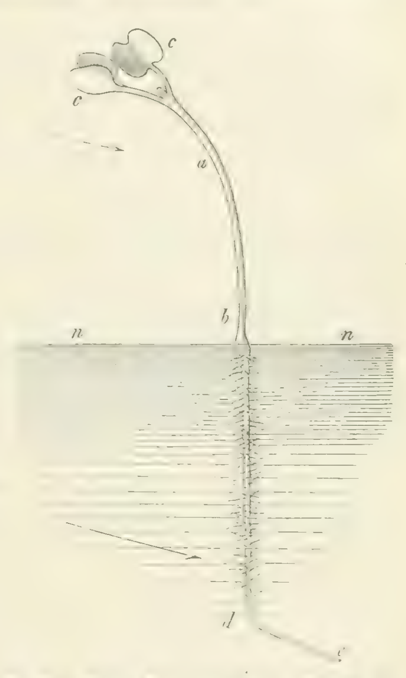


Fig. 212. Keimpflanze von Sinapis alba mit positiv heliotropischer Krümmung des Stengels *b a* und mit negativ heliotropischer Krümmung der Wurzel *d e*; *n n* Oberfläche des Wassers, worin die Pflanze wurzelt. Die Pfeile bedeuten die Richtung der Lichtstrahlen.

Es bedarf auch bei den hier beschriebenen heliotropischen Bewegungen kaum des Hinweises, dass dieselben immer in der innigsten zweckmäßigen Beziehung zu den specifischen Lebensbedürfnissen der betreffenden Organe stehen. Durch den positiven Heliotropismus werden

die Pflanzenstengel, sowie die Blattstiele, auch bei ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen möglichst den helleren Stellen genähert: das hellste Licht ist auch für diese Organe, welche die Träger der nur im Lichte functionirenden grünen Blätter sind, am vortheilhaftesten.

Dass die Blüthen durch ihre sehr empfindlich positiv heliotropischen Stiele der Sonne entgegengekehrt werden, steht in Beziehung zu dem Befruchtungsgeschäfte, welches hier von Insekten, welche die Blüthen besuchen sollen und hauptsächlich im Sonnenschein fliegen, besorgt wird. Dagegen ist der negative Heliotropismus mancher Fruchtstiele vortheilhaft, weil die reifende Frucht im Verborgenen besser geschützt ist. Der negative Heliotropismus von Wurzeln, sowie von Stengeln, die am Boden oder an anderen Körpern Wurzeln treiben oder klettern sollen, ist von leicht verständlicher Zweckmäßigkeit, indem dadurch die betreffenden Organe nach den dunklen Stellen hin geleitet werden, die für ihre Existenz und ihre Functionen die geeigneten sind.

Zur Erklärung des Heliotropismus hatte DE CANDOLLE die Ansicht aufgestellt, dass die von der Lichtquelle abgewandte Seite des Organes rascher wächst als die beleuchtete in Folge des durch die verminderte Helligkeit dieser Seite hervorgerufenen einseitigen Etiolements (S. 394). Diese Erklärung würde jedoch nur für den positiven Heliotropismus passen und würde geradezu im Widerspruche mit dem negativen Heliotropismus stehen, indem auch die negativ heliotropischen Organe im Dunkeln gewöhnliches Etiolement, also rascheres Längenwachsthum zeigen. Man hat sich nun, um jene Theorie auch für diese Fälle zutreffend erscheinen zu lassen, vergebliche Mühe gegeben, die entgegengesetzte Beeinflussung der negativ heliotropischen Organe aus einem entgegengesetzten Baue oder entgegengesetzten optischen Eigenschaften derselben zu erklären. Dass es beim Heliotropismus ebenso aussichtslos ist, wie beim Geotropismus, das verschiedene Verhalten der Pflanzentheile aus einem verschiedenen Baue abzuleiten, zeigt schon der Umstand, dass nicht bloß die cellulär gebauten Pflanzenkörper, sondern auch einzellige Gebilde heliotropisch sind, wie die negativ heliotropischen Wurzelhaare der Farnprothallien und des Marchantia-Thallus, und die gegen schwaches Licht positiv, gegen stärkeres Licht negativ heliotropisch reagirenden Schläuche von Vaucheria. Ich habe schon gelegentlich der Begründung meiner Theorie des Geotropismus auch für den Heliotropismus die gleichsinnige Theorie aufgestellt, dass nämlich das Längenwachsthum der Organe geradeso wie es durch die Schwerewirkung in entgegengesetzter, d. h. bald positiver bald negativer Form beeinflusst wird, in gleicher Weise verschieden auch von der Richtung der Lichtstrahlen afficirt wird, d. h. also dass es nicht darauf ankommt, ob die eine Seite des Pflanzentheiles stärker als die andere beleuchtet ist, sondern darauf, in welcher Richtung die Lichtstrahlen den Pflanzenkörper durchschwingen. Es muss also auch hier angenommen werden, dass das Protoplasma der Zelle für die Beleuchtungsrichtung empfindlich ist, und dass es auf diesen Reiz reagirt durch Veränderung des Längenwachsthums der Zelle, je nach seiner nicht näher

bekannten inneren Structur bald positiv bald negativ. Dass in der That der Mechanismus auch der heliotropischen Bewegungen auf Wachsthum beruht, zeigt sich erstens in der Erscheinung, dass diese Bewegungen ebenfalls nur unter den äußeren Bedingungen des Wachsens vor sich gehen, und zweitens darin, dass bei allen Pflanzentheilen die Region der heliotropischen Krümmung zusammenfällt mit derjenigen, in welcher das Wachsthum erfolgt, weshalb auch die äußere Form der heliotropischen Bewegungen dieselbe ist wie die, welche der Geotropismus des betreffenden Organes zeigt (vergl. Fig. 212, S. 479). Daher sind denn auch alle Pflanzentheile, welche ihr Wachsthum ein für allemal abgeschlossen haben, heliotropischer Krümmungen nicht mehr fähig.

Auch beim Heliotropismus ist bisweilen der für den Lichtreiz empfindliche Theil nicht derjenige, welcher die Bewegung ausführt. Dies ist besonders bei den Blättern der Fall, wo, wie Darwin gezeigt hat, die Blattfläche der empfindende Theil ist, indem die Blattstiele nur dann heliotropische Krümmungen ausführen, wenn sie im Besitze ihrer Blattfläche sind, aber nicht, wenn die letztere von den Stielen abgeschnitten worden ist.

Als heliotropisches Reizmittel wirkt auf die Pflanzen nicht bloß das Sonnenlicht, sondern auch künstliches, also Lampenlicht oder elektrisches Licht. Wie andere Bewegungserscheinungen, die wir oben von den Schwärmsporen, vom Protoplasma und von den Chlorophyllscheiben kennen gelernt haben, werden auch die heliotropischen Krümmungen vorwiegend durch die stark brechbaren Lichtstrahlen hervorgerufen. Denn in einem Lichte, welches durch Kalibichromatlösung gegangen ist, also nur die rothen bis gelben und einen Theil der grünen Strahlen enthält, finden, obgleich dieses Licht sehr hell erscheint, keine heliotropischen Bewegungen statt. Bei einseitiger Beleuchtung durch das dunkelblaue Licht, welches durch eine Lösung von Kupferoxydammoniak gegangen ist und nur die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen enthält, krümmen sich die Pflanzentheile ebenso energisch heliotropisch, wie im gemischten Sonnenlichte. Eine genauere Bestimmung der heliotropischen Wirkungskraft der einzelnen farbigen Strahlen verdanken wir Guillemain und besonders Wiesner, welche die Pflanzen in den verschiedenen Theilen des objectiven Sonnenspectrums prüften. Hiernach sind sämmtliche Strahlengattungen vom Ultraroth bis Ultraviolett, nur mit Ausnahme der gelben heliotropisch wirksam; das Maximum der Wirkung wurde immer an der Grenze von Violett und Ultraviolett gefunden, von wo aus die Wirkung allmählich bis in das Grün sinkt; von dem Gelb aus beginnt sie wieder im Orange und steigt bis zu einem im Ultraroth liegenden Maximum, welches jedoch kleiner ist als das erstgenannte. Durch den Einfluss des Gelb, welches gar keine heliotropische Kraft besitzt, scheint sogar die Wirkung der rothen und orangen Strahlen vermindert zu werden.

B. Der Transversalheliotropismus oder Diaheliotropismus. Die heliotropische Reizbarkeit der Pflanzen zeigt auch in der

Beziehung mit der geotropischen Uebereinstimmung, dass viele Pflanzentheile sich in eine Querlage gegen die Richtung der sie treffenden Lichtstrahlen stellen. Es handelt sich hier um lauter bilaterale Pflanzentheile mit von Anfang an inhärenter Bilateralität, die ihren Ausdruck unter anderem eben auch in dieser transversalheliotropischen Eigenschaft findet. Hierher gehören in erster Linie alle bilateralen Laubblätter, bei welchen die eine Seite, welche in der Regel die morphologische Oberseite ist, mit dem eigentlichen Assimilationsgewebe (S. 209) ausgestattet ist. Diese Blätter nehmen stets eine solche Stellung ein, dass die Blattfläche ungefähr rechtwinklig gegen die einfallenden Lichtstrahlen gekehrt und mit der Seite, welche das Assimilationsgewebe enthält, der Lichtquelle zugewendet ist. Kommen die Lichtstrahlen von verschiedenen Seiten, so stellt sich das Blatt in diejenige Lage, in welcher es das hellste Licht genießt, oder welche zu der Resultirenden der verschieden gerichteten Lichtstrahlen rechtwinklig steht. Eine nähere Betrachtung der Stellungen, in denen sich diese Blätter unter den verschiedenen natürlichen Verhältnissen befinden, überzeugt uns, dass dieselben immer ein Ausdruck des eben erwähnten Gesetzes sind. Blattflächen, welche auf negativ geotropischen Blattstielen stehen, die sich direct aus dem Erdboden oder vom Grunde eines Stengels aus erheben, stehen im Freien, wo sie von oben beleuchtet sind, ungefähr horizontal, immer mit der dunkelgrünen Seite, in welcher das Assimilationsgewebe liegt, nach dem Himmel gekehrt, gleichgültig ob diese Seite wie gewöhnlich die morphologische Oberseite oder, wie z. B. bei Allium ursinum, die Unterseite ist. Dieselbe Stellung nehmen die an verticalen Stengeln befindlichen Blätter ein, die daher ihre natürliche Eigenrichtung nicht zu ändern brauchen, weil sie in derselben bereits die richtige transversalheliotropische Stellung, gleichmäßige Beleuchtung von oben vorausgesetzt, inne haben. Dagegen müssen Blätter, welche an horizontal oder schief wachsenden Stengeln sitzen, ihre Eigenrichtung aufgeben, um ihre fixe Lichtlage zu erreichen. Unter diesen handelt es sich zum Theil um solche Zweige und Blätter, welche wir oben als transversalgeotropisch kennen gelernt haben, und welche also schon durch den Reiz der Schwerkraft in diese Lage versetzt werden; nur ist hinzuzufügen, dass alle diese Organe auch in dem gleichen Sinne durch das Licht bewegt werden. Aber auch solche Blätter, die nicht transversalgeotropisch sind, nehmen, wenn der Stengel, an welchem sie entspringen, horizontal oder schief gerichtet ist, durch entsprechende Drehungen und Krümmungen transversalheliotropische Stellung an, d. h. sie stellen sämmtlich, wenn das Licht von oben kommt, ihre Blattflächen horizontal, mit der assimilirenden Oberseite nach oben. Solche Blätter endlich, welche an vertical nach unten wachsenden Zweigen stehen, machen in der Regel mit ihren Stielen eine vollständige Halbkreisdrehung und wenden dadurch ihre Oberseite nach oben. Wenn man daher im Freien eine Pflanze von oben aus betrachtet, so sieht man sämmtliche Blätter mit den dunkelgrünen Oberseiten, während, wenn man sie vom Erdboden aus ansieht, von allen Blättern nur die blassgrünen

Unterseiten zu sehen sind, so verschiedenartig auch die Richtungen der Stengel und Zweige sein mögen, an welchen die Blätter angeheftet sind. Betrachten wir diese Pflanzentheile bei einseitiger Beleuchtung, also z. B. im Zimmer hinter einem Fenster oder im Freien unter dichten Baumkronen, oder wenn die Stengel an einer Mauer oder an einem Baumstamme aufwärts klettern, wie beim Epheu, bei Vitis, Ampelopsis, Tropaeolum etc., so finden wir die Blattfläche nicht in horizontaler Stellung, sondern beinahe vertical oder doch sehr stark geneigt, und zwar immer so, dass sie dem seitlich einfallenden Lichte ungefähr rechtwinklig zugekehrt sind, alle mit der Oberseite nach dem Lichte gewendet, wobei sie sich also wiederum in transversalheliotropischer Stellung oder in der fixen Lichtlage befinden (Fig. 213). Je weniger bei dieser seitlichen Beleuchtung die Stengel selbst positiv heliotropisch sich krümmen (indem sie entweder nicht heliotropisch oder bewegungsunfähig sind wegen Beendigung ihres Wachsthums, oder weil sie an Stäben festgebunden oder durch Ranken an ihrer Unterlage angeklammert sind), desto ausgeprägter sind die von den Bättern unter solchen Umständen ausgeführten Bewegungen.

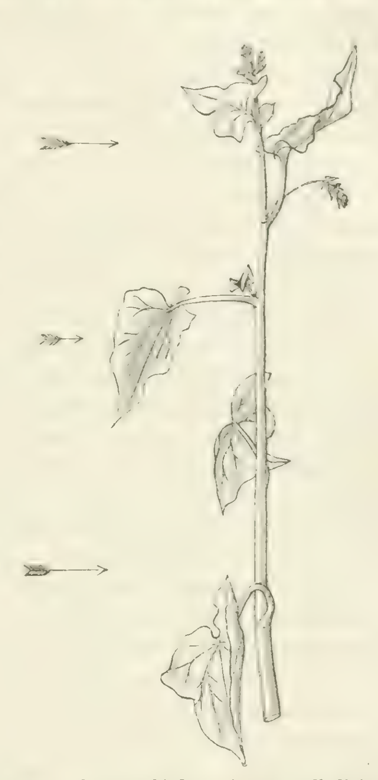


Fig. 213. Die verschiedenen transversalheliotropischen Bewegungen, welche die Blätter eines vertical wachsenden, einseitig beleuchteten Stengels ausführen, dargestellt an einem Stengel von Polygonum Fagopyrum. Man sieht die Blätter an den vier verschiedenen Seiten des Stengels, jedes mit der zweckmäßigen Bewegungsform, um die Blattflächen mit der Oberseite der Lichtquelle, woher die Pfeile kommen, zuzuwenden. Die vier Blätter standen, bevor die einseitige Beleuchtung eintrat, horizontal ausgebreitet.

Es sei noch kurz auf die Theile der Blätter aufmerksam gemacht, von welchen diese Bewegungen ausgeführt werden, weil uns dadurch manche Gestaltungsverhältnisse der Laubblätter hinsichtlich ihrer Bedeutung verständlich werden. Bei einfachen Blättern, deren Stiele negativ geotropisch sind, wird die transversalheliotropische Bewegung vorwiegend von dem oberen Theile des Stieles und der Basis der Mittelrippe ausgeführt. Bei Blättern mit kürzeren, weniger geotropischen Stielen sind die letzteren in ihrer ganzen Länge oder vorwiegend an ihrer Basis beweglich. Zusammengesetzte Blätter sind zwar auch mehr oder weniger in ihren Hauptstielen, und wenn dieselben an ihrer Basis ein Gelenk (S. 440) besitzen, hauptsächlich durch dieses heliotropisch beweglich, aber zugleich machen hier die einzelnen Blättchen ihre selbständigen

für ihre jeweilige Lage zweckmäßigsten Bewegungen vermittelst ihrer besonderen Stielchen oder Gelenke, mit denen sie dem Hauptblattstiele angeheftet sind. Wir müssen eine besondere Zweckmäßigkeit der zusammengesetzten Blätter gerade darin erkennen, dass kleineren Theilen der Assimilationsfläche ermöglicht ist, für sich die vortheilhafteste Lichtlage zu erreichen, was bei großen zusammenhängenden Blattflächen unmöglich ist. Gerade für Schling- und Kletterpflanzen ist dies begreiflicher Weise von besonderem Vortheil, und die meisten derselben besitzen denn auch zusammengesetzte Blätter. Wir überzeugen uns, dass hier oft die einzelnen Blättchen eines und desselben Blattes in verschiedenen Stellungen stehen, jedes immer so, dass es in der für seinen Ort günstigsten Lichtlage sich befindet.

Es giebt auch Sprosse, welche transversalheliotropisch sind, in Folge dessen sie ihrer Unterlage angepresst werden oder auch frei in die Luft horizontal wachsen, so lange sie der Beleuchtung ausgesetzt sind. Hierher gehört der laubförmige Thallus mancher Flechten und vieler Lebermoose, wie Marchantia, Pellia etc. Diese bilateralen Organe sind an der Lichtseite mit dem Assimilationsgewebe ausgestattet, während sie an der Schattenseite Wurzelhaare entwickeln, welche in die Unterlage eindringen. Bei gewöhnlicher Beleuchtung wachsen sie nicht bloß auf horizontaler Bodenoberfläche, sondern auch an Unterlagen der beliebigsten Richtung, wie man besonders an Felsen etc. sieht, dem Substrate anliegend. Sie befinden sich hierbei eben in transversalheliotropischer Stellung, weil die Substratseite die dunkle, die andere die helle ist. Noch deutlicher zeigt ein solcher Lebermoosspross seinen transversalheliotropischen Charakter, wenn er auf einer horizontalen Unterlage wächst und man ihn nur von einer Seite aus so beleuchtet, dass die Lichtstrahlen parallel der Substratfläche auf die Pflanze treffen: diejenigen Sprossen, welche in einer von der Lichtquelle abgewendeten Richtung sich befinden, heben sich jetzt vom Substrat ab und stellen sich ungefähr rechtwinklig zu den Lichtstrahlen, während diejenigen, welche der Lichtquelle zugekehrt sind, mit ihrer Spitze sich dem Substrat um so fester auflegen, weil das letztere sie an einer weiter gehenden Bewegung hindert. Lässt man diese Lebermoose in einem ganz dunklen Raume wachsen, so richten sie ihre Sprosse vertical, weil dieselben auch negativ geotropisch sind. Unter den höheren Pflanzen sind als transversalheliotropische Stengel zunächst die transversalgeotropischen zu nennen, indem diese alle zugleich auch für Licht in dem gleichen Sinne, wie für die Schwerkraft empfindlich sind. Ferner gehört dazu der negativ geotropische Stengel von Convallaria multiflora und latifolia, dessen beblätterter oberer Theil bei freier Beleuchtung fast genau horizontal steht. Endlich sind einige Pflanzen zu erwähnen, deren Stengel nur auf ganz unbewachsenem freiliegendem Boden, also gegenüber einem hellen Lichte, transversalheliotropisch sind, indem sie hier dicht auf dem Boden in liegender Stellung hinwachsen, während sie bei schwächerem Lichte, also unter Bäumen, oder auch nur wenn sie mit anderen aufrecht wachsenden Pflanzen gemischt stehen,

sich negativ geotropisch aufrichten, wie sie es immer auch im Dunkeln thun. Es gilt dies besonders von Polygonum aviculare, Panicum crus galli, sanguinale etc.

Auch bei den transversalheliotropischen Organen beruht der Mechanismus der Bewegung auf dem Wachsthum. Auch hier ist es die Richtung der Lichtstrahlen, welche die Bewegung bestimmt, indem sie von den betreffenden Organen als ein Reiz empfunden wird, auf den sie durch die Art des Wachsens reagiren. Ich habe gezeigt, dass auch zwischen dem Transversalheliotropismus und dem Transversalgeotropismus vollständige Analogie besteht, und dass alles, was von dem letzteren gilt, auch für jenen zutrifft, wenn man nur an Stelle der Schwerewirkung die Lichtstrahlen setzt, so dass also auch diese Bewegungen nur erklärt werden können unter der Annahme, dass in diesen Organen eine Polarität zwischen Basis und Spitze und zwischen Licht- und Schattenseite besteht. Auch KRABBE zieht aus seinen Untersuchungen den Schluss, dass die Lichtlage der Laubblätter auf einer besonderen heliotropischen Eigenschaft der Blätter beruhe und sich nicht aus einer Combination des Eigengewichtes, der Epinastie und des gewöhnlichen Heliotropismus erklären lasse. Von Wichtigkeit ist sein durch Versuche am Klinostat erbrachter Nachweis, dass bei Ausschluss aller äußeren Richtkräfte niemals Axendrehungen der Blätter eintreten, dass aber auch das Licht allein keine Axendrehungen hervorbringt, indem auf dem Klinostaten nur solche Lichtlagen sich einstellen, zu denen bloße Krümmungen hinreichen; vielmehr ist zu den Axendrehungen nothwendig ein Zusammenwirken von Licht und Epinastie oder Geotropismus, wobei die Kräfte in verschiedenen Ebenen wirken müssen. Wie bei dem gewöhnlichen Heliotropismus, so erweist sich auch hier in der Regel das Licht als der stärkere Reiz gegenüber der Gravitation, da der negative Geotropismus, wo er in transversalheliotropischen Organen vorkommt, von der Lichtwirkung überwunden wird. Nach Beobachtung VÖCHTING's scheinen bei den Bewegungen der Blätter zwischen der Blattfläche und dem beweglichen Theile des Stieles noch unaufgeklärte Leitungsvorgänge zu bestehen, indem der Stiel gewisse Bewegungen nur dann ausführt, wenn er seine Fläche besitzt, es würde mit anderen Worten die Blattfläche der reizempfindliche Theil sein.

Literatur. BONNET, Untersuchungen über den Nutzen der Blätter. Nürnberg 1762. — DUTROCHET, Recherches anatom. et physiolog. Paris 1824 und Ann. des sc. nat. 1833. XXIX. 1843. 2. sér. T. XX. — DE CANDOLLE, Physiolog. végétale. Paris 1832. III. — PAYER, Ann. des sc. nat. 1844. 3. sér. T. II. — GUILLEMAIN, Ann. des sc. nat. 1857. 4. sér. T. VII. — HOFMEISTER, Pflanzenzelle. Leipzig 1867. pag. 289 ff. — SACHS, Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. — Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1879. II. — FRANK, Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868. — Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870. — Botan. Zeitg. 1873. Nr. 2. — WIESNER, Die heliotropischen Erscheinungen. Denkschr. der Akad. d. Wiss. Wien 1880. — DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881 und Journ. of the Linnean soc. XVIII. pag. 420. — AMBRONN, Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 183. — VÖCHTING, Ueber die Lichtstellung der Laubblätter. Botan. Zeitg. 1888. Nr. 32. — VINES, On Epinasty

and Hyponasty. Annals of Botany. August 1889. — KRABBE, Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889.

§ 65. VI. **Auf verschiedene andere Reize eintretende Krümmungsbewegungen.** Wir haben in der neueren Zeit noch von verschiedenen anderen Kräften erfahren, dass sie auf gewisse Pflanzentheile wie ein Reiz wirken, welcher das Wachsthum derselben zu bestimmten Krümmungen veranlasst, die wiederum bald gegen die Kraftquelle hin, bald von ihr weg orientirt, also positiv oder negativ sein können.

Als Hydrotropismus bezeichnen wir die von SACHS unzweifelhaft erwiesene Fähigkeit aller Wurzelgebilde, durch die Feuchtigkeit ihrer Umgebung zu Krümmungen veranlasst zu werden. Die wachsenden Wurzelspitzen krümmen sich gegen einen feuchteren Körper hin, wenn ein solcher sich in der Nähe befindet. Als Reiz wirkt dabei der größere Feuchtigkeitsgehalt, den die Luft an der dem feuchten Körper zugekehrten Seite im Verhältniss zur entgegengesetzten Seite hat; die Wurzel reagirt auf psychrometrische Differenzen der Luft. Lässt man Wurzeln aus dem Boden eines mit feuchten Sägespänen gefüllten schiefstehenden Siebes herauswachsen, so wenden sie sich auf dem kürzesten Wege dem feuchten Siebboden zu, während sie, wenn der letztere horizontal steht oder wenn sie sich in dampfgesättigter Luft befinden, allein dem Geotropismus gehorchend, senkrecht abwärts wachsen, weil eben dann keine psychrometrische Differenz an entgegengesetzten Seiten der Wurzeln besteht. Wegen dieser Fähigkeit wenden sich auch dünnere Seitenwurzeln, welche meist nicht geotropisch sind, sobald sie zufällig aus der Oberfläche des Bodens hervorwachsen, gleich wieder gegen den Boden hin. DARWIN hat nachgewiesen, dass auch bei diesen Bewegungen die Wurzelspitze der den Reiz empfindende Theil ist. Während diese Krümmungen der Wurzeln als positiver Hydrotropismus zu gelten haben, dürfte bei den Stengeln, welche sich vertical zu der feuchten Unterlage zu stellen suchen, an einen negativen Hydrotropismus oder an das Bestreben, sich annähernd senkrecht auf die Fläche des als Unterlage dienenden Körpers zu stellen, an einen Somatotropismus, wie es VAN TIEGHEM genannt hat, gedacht werden müssen. Allerdings ist die verticale Stellung, welche die Stengel auf horizontalen oder auch auf anders gerichteten Bodenoberflächen einnehmen, die Wirkung des Geotropismus. Allein SACHS fand bei Eliminirung des Geotropismus und Heliotropismus mit Hülfe des Klinostaten (S. 469), dass auf einem Würfel aus Torf, welcher um die horizontale Klinostatenaxe rotirt, die Keimstengel phanerogamer Pflanzen, desgleichen die Sporangienträger von Mucor und Phycomyces sich durchgehends annähernd senkrecht gegen die Flächen des als Culturboden dienenden Würfels stellen. Bei Phycomyces ist dies nach WORTMANN nur durch die Feuchtigkeit der Unterlage bedingt, also Hydrotropismus und kein Somatotropismus.

Einen Rheotropismus hat JÖNSSON an Maiswurzeln nachgewiesen,

indem dieselben, wenn sie vertical in Wasser tauchen, welches in Strömung befindlich ist, mit ihren wachsenden Spitzen concav dem Strome sich entgegenkrümmen.

Thermotropismus heißt die von WORTMANN entdeckte Eigenschaft wachsender Pflanzentheile, sich einer Wärmequelle zu- oder von ihr hinwegzukrümmen. Es handelt sich hier um einen Reiz, der, analog dem durch die Lichtstrahlen erregten, durch die Wärmestrahlen veranlasst wird, also nicht um die Wirkung einer Temperaturdifferenz zweier entgegengesetzten Seiten. An Stengeln von Keimpflanzen wurde positiver Thermotropismus bei Zea mais, negativer bei Lepidium sativum, Linum usitatissimum und bei Phycomyces nitens gefunden; jedoch bedurfte es mindestens 20° C., um diese Reactionen hervorzurufen. Auch Wurzeln fand WORTMANN thermotropisch, und dabei war die ganze wachsende Region der Wurzel, auch nach Decapitirung der Spitze, empfindlich. Hier brachte niedere Temperatur positive, höhere negative Krümmung hervor, und zwar betrug die Grenztemperatur zwischen positiver und negativer Bewegung bei Ervum lens 27,5° C., bei Pisum sativum 32—33° C., bei Zea mais 37—38° C. Auf einem Thermotropismus dürfte auch die von VÖCHTING beobachtete Thatsache beruhen, dass die Blüthen von Anemone stellata auch unter einem schwarzen Recipienten stets dem Sonnenlaufe folgen.

Ein Galvanotropismus von Wurzeln ist von BRUNCHORST nachgewiesen worden. Wenn man Wurzeln in Wasser cultivirt, durch welches ein elektrischer Strom geleitet wird, und wenn dabei auf dem Klinostaten der Geotropismus eliminirt wird, so machen die wachsenden Wurzelspitzen Krümmungen, welche bei schwachen Strömen negativ sind, d. h. von der Anode abgewendet, der negativen Elektrode zugekehrt sind. Es wird also dabei die dem positiven Pole zugekehrte Seite zu stärkerem Längenwachsthum angeregt, und BRUNCHORST hat gezeigt, dass auch hierbei die Wurzelspitze der empfindende Theil ist. Stärkere Ströme bewirken eine positive Krümmung, d. h. die Wurzelspitze wendet sich dann mehr oder weniger der positiven Elektrode zu; indessen ist dies, wie BRUNCHORST in Uebereinstimmung mit ELFVING's früherer Beobachtung erkannte, eine Krankheitserscheinung, nämlich die Folge einer beschädigenden Wirkung durch die am positiven Pole ausgeschiedenen Stoffe, indem dabei die Wurzelspitze abstirbt und eine Verlangsamung des Wachsens an der dem positiven Pole zugekehrten Seite der Wurzel eintritt. Es gehören also nur die durch schwache Ströme bewirkten negativ galvanotropischen Krümmungen zu den Reizbewegungen.

Literatur. DUTROCHET, Recherches anatom. et physiolog. Paris 1824. pag. 100. — SACHS, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1874. I. pag. 598 und 1879. II. pag. 217. — VAN TIEGHEM, Bull. de la soc. bot. de France 1876. XXIII. pag. 56. — WORTMANN, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Botan. Zeitg. 1881. Nr. 23. — DARWIN, Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881. pag. 154. — ELFVING, Ueber eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Botan. Zeitg. 1882. Nr. 16. — MOLISCH, Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitzungsber. d. Akad.

d. Wiss. Wien 12. Juli 1883. — Jönsson, Der richtende Einfluss strömenden Wassers etc. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1883. pag. 512. — Wortmann, Ueber den Einfluss der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzentheile. Botan. Zeitg. 1883. Nr. 28. — Ueber den Thermotropismus der Wurzeln. Daselbst 1885. Nr. 13. — Vöchting, Ueber den Einfluss der Wärme auf die Blüthenbewegung von Anemone stellata. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XXI. pag. 285. — Brunchorst, Galvanotropismus. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1884. pag. 204. — Botan. Centralbl. 1885. XXIII. pag. 192.

Dritter Theil.

Chemische Physiologie. Der Stoffwechsel der Pflanze.

1. Kapitel.

Die chemische Zusammensetzung der Pflanze.

§ 66. Zum Verständniss des Stoffwechsels der Pflanze ist eine Kenntniss der chemischen Natur derselben unerlässlich. Wir schicken daher eine kurze Betrachtung der verschiedenen Stoffe voraus, aus welchen der Pflanzenkörper gebildet ist.

I. Die in den Pflanzen vorkommenden chemischen Elemente. Man kann die Frage nach der chemischen Natur der Pflanze zunächst dahin richten, welche Elementarstoffe am Aufbau des Pflanzenkörpers betheiligt sind. Hierüber geben die zahlreichen chemischen Analysen, welche von den verschiedenartigsten Pflanzen bis herab zu den niedrigsten Organismen ausgeführt worden sind, genügend Rechenschaft. Es hat sich herausgestellt, dass es eine Anzahl bestimmter Elemente ist, welche bei allen Pflanzen fast regelmäßig wiederkehren und deren Zahl sich auf etwa 15 beläuft. Wohl sind noch manche andere Elemente in Pflanzen aufgefunden worden, aber immer so beschränkt auf wenige Arten oder als zufällige Seltenheiten und in so geringen Mengen, dass sie sich als unwesentlich charakterisiren. Um so mehr müssen wir jene constanten Elemente als die für die Pflanzen wesentlichen bezeichnen und können den Satz aufstellen, dass die ganze Pflanzenwelt in allen ihren Arten sich immer aus denselben Grundstoffen zusammensetzt. Es sind dies folgende:

1. Kohlenstoff, ein Bestandtheil aller organischen Verbindungen, die in den Pflanzen vorkommen; er bleibt bei der langsamen Verbrennung jeglicher Pflanzentheile als Kohle zurück und verschwindet erst bei stärkerem Erhitzen vollständig in Form von Kohlensäure. Der Kohlenstoff ist quantitativ das wichtigste Element der Pflanze; ungefähr die

Hälfte der vegetabilischen Substanz, so z. B. des Holzes, besteht aus Kohlenstoff.

2. Wasserstoff, ebenfalls ein allgemeiner Bestandtheil der organischen Verbindungen der Pflanzensubstanz und des in allen Pflanzen vorhandenen Wassers.

3. Sauerstoff, das dritte constituirende Element der meisten organischen Verbindungen, sowie vieler anorganischen Salze und der andere Bestandtheil des Wassers.

4. Stickstoff, zusammen mit den drei vorigen Elementen ein Bestandtheil wichtiger organischer Verbindungen des Pflanzenkörpers, besonders der Eiweißstoffe, der Amide, vieler Alkaloide, einiger Glykoside und Fermente, außerdem der oft in Pflanzen vorkommenden Nitrate und Ammoniaksalze. Doch tritt der Stickstoff quantitativ immer weit hinter den Kohlenstoff zurück, indem er im günstigsten Falle, z. B. in den besonders stickstoffreichen Pilzen höchstens 7—8 %, in vielen Pflanzentheilen nur Bruchtheile von einem Procent der Trockensubstanz ausmacht.

5. Schwefel, wenn auch in geringen Mengen, doch in allen Pflanzen vorhanden, weil er ein Bestandtheil der nie fehlenden Eiweißstoffe ist, auch in Form von schwefelsauren Salzen in den Pflanzen vorkommt.

6. Phosphor, in Form von Phosphorsäure in allen Pflanzentheilen vorhanden.

7. Chlor findet sich in allen Pflanzen in Form von Chloriden, jedoch meist nur in sehr geringen Mengen.

8. Silicium, als Kieselerde in allen Pflanzen, jedoch nur bei wenigen in größerer Menge, bei den meisten nur spärlich vorhanden.

9. Kalium, ein wichtiges, in allen Pflanzen in Form von Kalisalzen auftretendes Element.

10. Natrium, in Form von Salzen in allen Pflanzen vertreten.

11. Calcium findet sich in Salzform in allen Pflanzen, bald in geringerer, bald in ziemlich bedeutender Menge.

12. Magnesium, ebenfalls ein allgemeines vegetabilisches Element, indem Bittererdesalze in allen Pflanzen vorkommen.

13. Aluminium. Thonerdesalze sind, abgesehen von einigen Pflanzen, in denen sie in größerer Menge vorkommen, nur spurenweise, jedoch in vielen Pflanzen gefunden worden.

14. Eisen, das einzige für die Pflanzen wirklich wichtige schwere Metall, kommt in sämmtlichen grünen Pflanzen, jedoch immer nur in geringen Mengen vor.

15. Mangan ist in vielen Pflanzen, jedoch meist nur spurenweise aufgefunden worden.

Es hat nicht viel Interesse zu wissen, dass noch mancherlei andere Elemente in Pflanzen gefunden worden sind, sobald solche den wachsenden Pflanzen dargeboten worden waren, sei es von Natur, sei es absichtlich in Versuchen. Bedeutungsvoll könnte allenfalls noch der Nachweis von Fluor in verschiedenen Pflanzen, unter anderem auch in den Samenschalen des Getreides sein, was

zugleich das Vorkommen dieses Elementes im Zahnschmelz der Thiere erklärlich macht. Bemerkenswerth ist auch der ziemlich reiche Gehalt der Meerpflanzen an Jod und Brom; die Tangarten finden im Meerwasser diese Elemente und sammeln sie in sich an, so dass man aus der Asche dieser Pflanzen das Jod gewinnt. Das schon lange bekannte Vorkommen von Aluminium in den Lycopodiaceen ist neuerdings von CHURCH*) untersucht worden. Darnach fehlt Thonerde bei Selaginella, ist auch in den epiphyten Arten von Lycopodium nur in Spuren vorhanden, schwankt dagegen in den erdbewohnenden von 7,29 % in L. Selago bis zu 33,5 % in L. alpinum. Auch in verschiedenen Farnen kommt Thonerde reichlicher als in Spuren, in einer neuseeländischen Cyatheacee zu 19,65 % vor. In Meerpflanzen, ferner in Landpflanzen, wenn der Boden, in welchem jene wachsen, das betreffende Element in einer löslichen Verbindung enthielt oder wenn man absichtlich die Pflanzen damit begoss, sind noch gefunden worden: Lithion, Rubidium, Barium, Strontium, Beryll, Thallium, Silber, Quecksilber, Blei, Kupfer, Zink, Zinn, Kobalt und Nickel, Arsen, Selen, Titan und Bor. Einige der eben genannten Elemente werden bei der Ernährung insofern unser Interesse in Anspruch nehmen, als man von ihnen bei Pilzen durch Versuche hat nachweisen können, dass sie gewisse andere der allgemeinen Elemente vertreten können.

II. Die näheren Bestandtheile der Pflanzen. Die genannten Elemente kommen in der Pflanze selbstverständlich in Form von Verbindungen vor. Die letzteren finden wir daher bei der chemischen Analyse der Pflanze als die nächsten Bestandtheile derselben. Jede Pflanze und jeder Pflanzentheil lässt zunächst zweierlei Substanzen unterscheiden: er besteht aus Wasser- und aus Trockensubstanz. Wenn wir eine frische Pflanze wägen, so drückt das Gewicht, das sogenannte Frischgewicht, die Summe das Gewichtes jener beiden Theile aus. Lässt man die Pflanze längere Zeit an freier trockner Luft liegen oder setzt man sie einer höheren Temperatur, etwa 100° C., aus, so verliert sie nach und nach das Wasser, und es bleibt endlich, wenn keine Gewichtsabnahme mehr zu bemerken ist, die Trockensubstanz übrig. Der Wassergehalt der Pflanzentheile ist sehr ungleich. Die Blätter und Stengel der meisten krautartigen Pflanzen enthalten etwa 60 bis 80 % Wasser. Doch giebt es auch noch viel wasserreichere Pflanzentheile, wie die saftigen Früchte und die Succulenten, wo der Wassergehalt 85 bis 95, und die Wasserpflanzen, z. B. Algen, wo er bis zu 98 % beträgt. Andererseits giebt es auch wasserärmere Pflanzentheile; so enthalten die Holzkörper der Bäume gewöhnlich nur 44 bis 55 %, die reifen lufttrocknen Samen sogar nur wenige Prozent Wasser.

Die Trockensubstanz stellt selbstverständlich die eigentliche Pflanzenmasse, die feste Körpersubstanz dar. Sie lässt sich wieder in zwei Kategorien von Stoffen zerlegen. Wenn man sie der Flamme aussetzt, so verbrennt sie, unter Abscheidung von Kohle, welche bei weiterem Glühen endlich ebenfalls zu Kohlensäure verbrennt; sie hinterlässt aber immer einen feuerfesten hellen Rückstand. Der verbrennliche Theil stellt die organische Substanz dar, der unverbrennliche wird als Asche bezeichnet.

*) Proc. of Roy. Soc. London 1888, pag. 121.

Die organische Substanz umfasst die zahlreichen eigentlichen vegetabilischen Stoffe, welche die Pflanzen selbst erzeugen aus ihren rohen Nährstoffen. Es sind organische Verbindungen, welche sämmtlich aus Kohlenstoff, Wasserstoff und meist auch aus Sauerstoff, zum Theil auch aus Stickstoff bestehen, und alle die Eigenschaft haben zu verbrennen, d. h. bei Einwirkung der Flamme sich zu oxydiren, wobei sie in Kohlensäure, Wasser, Stickstoff, Ammoniak zerfallen, welche bei der Verbrennung größtentheils sich verflüchtigen. Die wichtigsten der organischen Stoffe, welche die Pflanzenwelt liefert, gehören folgenden chemischen Klassen an, von denen meist in jeder Pflanzenart ein oder mehrere Vertreter sich finden: Kohlenhydrate, Glykoside, Gerbstoffe, organische Säuren, Alkaloide, Eiweißstoffe, Fermente, Amide, Oele und Fette, ätherische Oele, Harze, Gallenstoffe und Farbstoffe.

Die Asche der Pflanzen besteht aus den verschiedenen mineralischen Stoffen, welche die Pflanze aus ihrem Substrate aufgenommen und in sich angesammelt hat; sie stellt ein Gemenge von Salzen dar, in denen die oben genannten Elemente enthalten sind, außerdem auch Kohlensäure, die jedoch größtentheils erst beim Verbrennen entsteht. Asche ist in jeder Pflanze und in jedem Pflanzentheile zu finden, jedoch im Verhältniss zur organischen Substanz in ungleichen Mengen. Es giebt also aschenreiche und aschenarme Pflanzentheile, und es pflegt dies ziemlich constant zu sein. So enthalten an Asche in Prozenten der Trockensubstanz z. B. Roggenkörner 2,09, Roggenstroh dagegen 4,46 — Kartoffelknollen 3,79, Kartoffelblätter 8,58, Tabakblätter haben sogar 17,16 Prozent Asche, wonach also die Blätter besonders aschenreiche Theile sind. Dagegen ist im Holze der Bäume der Aschengehalt klein; er beträgt z. B. bei der Eiche 0,48, bei der Kiefer 0,30 Procent. Die Zusammensetzung der Asche ist je nach Pflanzen und Pflanzentheilen verschieden, und auch darin zeigen die einzelnen Pflanzenarten gewisse constante Eigenheiten, die nach Standorts- und anderen äußeren Verhältnissen nur unbedeutenden Schwankungen unterliegen. So giebt es z. B. Pflanzen, deren Asche überaus reich an Kieselsäure ist, wieder andere, wo besonders viel Kalk in der Asche vorkommt, so dass wir die Pflanzen als kieselreiche, kalkreiche, kalireiche etc. unterscheiden können. Alle diese Verhältnisse stehen unzweifelhaft mit den Ernährungsbedürfnissen oder überhaupt mit Stoffwechselprocessen der Pflanze im Zusammenhange, und soweit als wir uns von dem letzteren Rechenschaft geben können, wird in der Ernährungslehre davon die Rede sein.

Literatur. Wolff, Aschenanalysen. Berlin 1871. — Rochleder, Phytochemie. Leipzig 1854. — Ebermayer, Physiologische Chemie der Pflanzen. Berlin 1882. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 262. — Husemann und Hilger, Die Pflanzenstoffe. 2. Aufl. Berlin 1882—84.

2. Kapitel.

Die Athmung oder Respiration.

§ 67. **I. Die normale oder Sauerstoffathmung.** Unter allen Stoffwechselprocessen der Pflanze ist der gewöhnlichste und allgemeinste, mit allen Lebensthätigkeiten untrennbar verbundene derjenige, welcher als Athmung bezeichnet wird. Die Athmung bedeutet für die Pflanze einen Verlust von organischem Stoff. Es ist daher bei der Betrachtung des gesammten Stoffwechsels, insbesondere auch bei der Ernährung, welche umgekehrt in einer Erwerbung neuen Stoffes besteht, nie aus dem Auge zu lassen, dass in der Pflanze beständig auch der auf Stoffverlust abzielende Athmungsprocess vor sich geht. Weil also dieser der allgemeinere ist — denn die Ernährung kann zeitweise unterbrochen sein, während die Athmung doch immer fortdauert — so ist es angezeigt, die Betrachtung des Stoffwechsels mit diesem Lebensprocesse zu beginnen.

Schon die älteren Beobachter wussten wenigstens, dass die Pflanzen zum Leben Luft brauchen und dass z. B. Samen ohne Luft nicht keimen. Ende des vorigen Jahrhunderts aber erkannte zuerst SCHEELE, dass bei der Keimung der Samen geradeso wie bei der Athmung der Thiere Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure gebildet wird. Bald darnach wurde durch INGENHOUSZ und besonders durch SAUSSURE die Sauerstoffathmung als eine allgemeine Erscheinung lebender Pflanzen und Pflanzentheile nachgewiesen und in Verbindung mit der Kohlensäureaufnahme Seitens grüner Pflanzen im Lichte näher studirt. Wir verdanken diesen Forschern die Erkenntniss der für den gesammten Stoffwechsel der Pflanzen fundamentalen Thatsachen, dass alle lebenden Pflanzentheile beständig Sauerstoff aus ihrer Umgebung absorbiren und dafür Kohlensäure an dieselbe zurückgeben, dass jedoch bei allen grünen Pflanzentheilen im Tageslichte ein anderer Gaswechsel hervortritt, indem hier umgekehrt Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoffgas ausgeschieden wird, während bei Nacht auch die grünen Theile den erstbenannten Gaswechsel unterhalten. Lange Zeit unterschied man daher bei den grünen Pflanzen eine „tägliche und nächtliche Athmung", bis SACHS hier klarere Begriffe schuf, indem er die mit Sauerstoffabscheidung verbundene Kohlensäure-Assimilation der grünen Pflanzen am Lichte, weil sie ein Ernährungsprocess, also eine Stofferwerbung ist, bestimmt von der eigentlichen Athmung trennte, die dann allein mit diesem Ausdrucke belegt werden darf. Auf diese Weise ist die pflanzliche Athmung mit dem gleichnamigen Processe im Thierreiche identisch, sie bedeutet also für alle organisirten Wesen dasselbe, nämlich Verlust von kohlenstoffhaltigem Material in Folge einer durch eingeathmeten Sauerstoff bedingten Verbrennung. Die alte Bezeichnung der täglichen Athmung der Pflanzen darf also nicht mehr angewendet werden; die betreffende Erscheinung bleibt hier ausgeschlossen, sie ist eine Kohlenstofferwerbung

der grünen Pflanze, von der erst in der Ernährung die Rede sein wird. Haben wir damit den Begriff der eigentlichen Athmung gewonnen, so erkennen wir nun dieselbe auch als einen allgemeinen Process sämmtlicher Pflanzen, gleichgültig ob dieselben grüne oder nicht grüne sind, denn auch bei den ersteren ist die Sauerstoffathmung während der Nacht schon von den genannten älteren Physiologen erkannt worden, ja man muss annehmen, dass dieselbe Athmung bei den grünen Theilen auch am Tage stattfindet, nur dass sie hier verdeckt wird, weil der durch das Licht angeregte entgegengesetzte Process, die Kohlensäure-Assimilation mit Sauerstoffausscheidung, ihn compensirt und übertrifft.

Der Athmungsprocess ist mit dem Leben unzertrennlich verbunden und eine nothwendige Bedingung desselben. Wir haben schon in der physikalischen Physiologie gesehen, dass die wichtigsten Lebensprocesse sistirt werden, wenn den Pflanzen die Zufuhr des Sauerstoffgases abgeschnitten und damit der Athmungsprocess unterbrochen wird; solches wurde insbesondere von dem Wachsthum der Zellen und der ganzen Pflanze, von den Strömungen des Protoplasmas, von verschiedenen vitalen Bewegungen der Pflanzentheile nachgewiesen. Wird die Sauerstoffzufuhr nur auf kürzere Zeit unterbrochen, so behalten die Pflanzen noch ihre Lebensfähigkeit, die zum Stillstand gebrachten inneren und äußeren Bewegungen können sich wieder einstellen, sobald wiederum Sauerstoff zutritt. Wenn aber der Sauerstoffmangel längere Zeit andauert, so finden in den Zellen zerstörende Processe statt; ein zu später Zutritt jenes Gases ruft die Lebensthätigkeiten nicht wieder zurück; es tritt Tod durch Erstickung ein. Wir müssen hieraus schließen, dass die erforderliche Betriebskraft für die von dem lebenden Protoplasma ausgehenden molekularen Bewegungen und chemischen Vorgänge, aus denen alles Leben der Pflanzen besteht, ebenso wie bei den Thieren nur gewonnen wird durch die Wechselwirkung des aufgenommenen Sauerstoffes mit den organischen Verbindungen, die im lebenden Protoplasma enthalten sind.

Die Athmung ist an den verschiedenen Pflanzentheilen untersucht und nach ihrer Größe bestimmt worden. Das letztere ist entweder gasanalytisch durch Bestimmung des aus der Luft verschwundenen Sauerstoffes oder durch Ermittelung der producirten Kohlensäuremenge geschehen. Freilich ist die Athmung der Pflanzen ihrer Energie nach nicht derjenigen der warmblütigen Thiere an die Seite zu stellen, wohl aber ist sie ungefähr ebenso stark wie die der kaltblütigen Thiere.

Im Allgemeinen finden wir, dass die Athmung in ruhenden Organen äußerst gering ist oder ganz fehlt, dass sie mit steigender Lebensthätigkeit energischer wird und ihr Maximum erreicht, wenn der Pflanzentheil im lebhaftesten Wachsen oder in höchster Entwickelung sich befindet, während sie mit Abnahme der Lebensthätigkeiten wieder sinkt und in absterbenden Theilen endlich erlischt.

Speciell geprüft sind auf die Athmung:

1. Die chlorophyllfreien Pflanzen, und zwar die Pilze, besonders die unten noch zu erwähnenden Gährungspilze, ferner Schimmelpilze, sowie gewisse größere Schwämme, wie Agaricus- und Lycoperdon-Arten, aber auch Phanerogamen, wie Orobanche, Lathraea, Neottia etc. Alle diese Gewächse scheinen ziemlich energisch Sauerstoff zu verzehren und Kohlensäure auszuscheiden, und thun dies ununterbrochen im Lichte wie im Dunkeln.

2. Die keimenden Samen. So lange die Samen ruhen, sind keine Stoffwechselprocesse an ihnen nachweisbar. Sobald aber mit der beginnenden Quellung in ihnen das Leben erwacht, kommt an den Samen aller Pflanzen die Athmung in Gang. An den keimenden Samen ist die Athmung von vielen Forschern untersucht worden. Insbesondere zeigten A. Mayer, Borodin und Rischavi, dass hier die Athmungsenergie eine deutliche Curve beschreibt, die besonders bei höherer Temperatur schnell ansteigt, um nach Erreichung des Maximums bald wieder ziemlich steil abzufallen. Beim keimenden Weizen wurde z. B. das Maximum beobachtet, wenn die Plumula eine Länge zwischen 7—9 cm erreicht hatte, was bei einer Mitteltemperatur von 11,8° C. in 15—16 Tagen, bei 23,8° C. schon in 8 Tagen nach begonnener Keimung der Fall war. Wie energisch die Respiration der keimenden Samen ist, geht z. B. aus den Versuchen Garreau's hervor, wonach Keimpflanzen von Sinapis nigra mit einem Trockengewicht von 0,55 g in 24 Stunden 32 ccm Kohlensäure, solche von Papaver somniferum mit einem Trockengewichte von 0,45 g in der gleichen Zeit 55 ccm Kohlensäure entwickelten.

3. Die Knospen der Bäume, die im geschlossenen ruhenden Zustande wenig von Athmung erkennen lassen, beginnen mit der Entfaltung ihrer Blätter ziemlich lebhaft zu athmen. So fand Garreau an 12 Knospen von Syringa vulgaris, die im Aufgehen begriffen waren und 2 g Trockensubstanz besaßen, in 24 Stunden eine Production von 70 ccm Kohlensäure, und an 5 ebensolchen Knospen von Aesculus macrostachya mit 0,85 g Trockensubstanz in der gleichen Zeit 45 ccm Kohlensäure.

4. Die unterirdischen Organe, wie lebende Wurzeln, Knollen und Zwiebeln. So ist z. B. beobachtet worden, dass Rüben und Mohrrüben in 24 Stunden ihr gleiches Volumen, Kartoffelknollen 0,4, Lilienzwiebeln 0,39 ihres Volumens Sauerstoff aus der Luft, in welcher sie abgeschlossen gehalten waren, absorbirten, was also dem gleichen Volumen ausgeathmeter Kohlensäure entsprechen würde unter der Annahme, dass der absorbirte Sauerstoff gänzlich wieder in der Kohlensäure erscheint.

5. Die Blüthen, welche unter allen Organen der erwachsenen Pflanze die energischste Respiration zeigen, was wohl mit der schnellen Entwickelung dieser Theile zusammenhängen dürfte. Schon Saussure hat nachgewiesen, dass die Athmung der Blüthen bei gleichem Volumen lebhafter ist als die der grünen Blätter derselben Pflanze. So verbrauchen z. B. bei Lilium candidum die Blüthen in 24 Stunden das 5fache ihres Volumens, die grünen Blätter im Dunkeln dagegen nur das 2,5fache ihres Volumens an Sauerstoff; bei Passiflora serratifolia stellt sich das Verhältniss wie 18,5 zu 5,25, bei Cheiranthus incanus wie 11 zu 4, etc. Die Athmungscurve ist hier eine rasch steigende und wieder fallende, entsprechend dem Entwickelungsgange dieser Organe; so ist der Athmungswerth, wenn das Volumen der Blüthe = 1 gesetzt wird, z. B. bei Passiflora in 12 Stunden an der Blüthenknospe 6, an der aufgeblühten Blüthe 12, an der abblühenden 7. Sehr energische Athmung zeigen die Blüthenkolben der Aroideen. Nach Garreau verbrauchte der Spadix von Arum italicum in der ersten Beobachtungsstunde das 10fache, in der vierten das 31,1fache, in der sechsten das 7,7fache seines Volumens an Sauerstoff. Aber auch die einzelnen Theile der Blüthe athmen mit verschiedener Energie, und darin stehen die Sexualorgane obenan; die männlichen Blüthentheile und Blüthen athmen lebhafter als die weiblichen. Nach Saussure consumiren, wenn das Volumen des Organs = 1 gesetzt ist, bei Cucurbita in 10 Stunden die männliche Blüthe 7,6, die weibliche 3,5, die Antheren für sich 11,7, die Narben für sich 4,7. Beim Mais sind diese Werthe in 24 Stunden für die männliche Rispe 9,6, für den weiblichen Kolben sammt seinen Hüllen 5,2. Darum athmen auch gefüllte Blüthen schwächer als normale; bei Cheiranthus ist das Verhältniss zwischen beiden wie 7,7 zu 11.

6. Die Früchte. Saussure hat für verschiedene fleischige Obstfrüchte Sauerstoffathmung constatirt; mit der Reifung nimmt dieselbe allmählich ab. Gleiches ist auch von Anderen für Mohn- und Rapsfrüchte beobachtet worden und dürfte also für alle Früchte zutreffen.

7. Die grünen Blätter. Die Thatsache, dass man an den chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen, wenn man sie am Lichte hält, keinen Sauerstoffverbrauch nachweisen kann, hängt mit der Kohlensäure-Assimilation dieser Theile zusammen, denn unter dieser Bedingung absorbiren dieselben Kohlensäure aus der Luft, zersetzen diese und scheiden den Sauerstoff dieses Gases wieder aus. Wohl aber tritt der Athmungsprocess auch an diesen Organen deutlich hervor, wenn sie sich im Dunkeln befinden, weil hier die Kohlensäure-Assimilation unterbleibt. Beide Thatsachen hat ebenfalls Saussure bereits festgestellt: er zeigte, dass, wenn man grüne Blätter in einem abgeschlossenen Luftvolumen tagelang erhält und sie dabei dem Lichte aussetzt, die Zusammensetzung der Luft unverändert bleibt, und hat dies bereits richtig so erklärt, dass, wenn während der Nacht durch die Athmung Kohlensäure in die umgebende Luft gelangt ist, dieselbe am Tage wieder verarbeitet wird. Es findet also bei den abgesperrten grünen Pflanzen ein Kreislauf statt, wobei das Luftvolumen nicht wesentlich sich ändert, wenigstens wenn gewöhnliche dünne Blätter zu dem Versuche benutzt werden. Bei voluminöseren Pflanzentheilen aber, besonders bei den Succulenten, verbleibt meist die ganze durch Athmung gebildete Kohlensäure oder ein großer Theil derselben in den Geweben, weil sie als leicht lösliches Gas in den Säften der Zellen zurückgehalten wird. Daher verringert sich in der Regel das Volumen einer Luft, in welcher man solche Pflanzen abgeschlossen hat. Es findet in den grünen Organen aber auch am Tage Sauerstoffathmung neben Assimilation statt. Bringt man nämlich in die abgesperrte Luft, in welcher sich grüne Blätter befinden, zugleich eine Schale mit Kalilauge, so absorbirt die letztere die Kohlensäure stärker, als es die grünen Blätter thun, sie entreißt daher den letzteren auch die durch Athmung gebildete Kohlensäure, und man findet, dass der Kohlensäuregehalt der Kalilauge auch im hellen Lichte zunimmt, dass also die Pflanze auch zu dieser Zeit jene Säure producirt. Diese Kohlensäurezunahme ist noch stärker im diffusen Lichte, am stärksten im Dunkeln, weil hier die Assimilation weniger, beziehendlich gar nicht entgegenwirkt. An jungen Pflanzentheilen, welche nur erst wenig Chlorophyll enthalten, wie die sich öffnenden Blattknospen, ist selbst bei günstiger Beleuchtung ein Verbrauch von Sauerstoff zu constatiren, weil hier die Kohlensäure-Assimilation noch gering ist. Es beweist dies eben auch, dass der Chlorophyllgehalt eines Pflanzentheiles die Athmung nicht ausschließt.

Die Producte der Athmung sind Kohlensäure, CO_2, und Wasser, H_2O, also Oxyde, welche aus der organischen Substanz durch den aufgenommenen Sauerstoff gebildet werden. Die Athmung bedeutet also bei der Pflanze ebenso wie beim thierischen Körper einen Stoffverlust, eine Zerstörung kohlenstoffhaltiger organischer Substanz. Und wie der thierische Organismus, wenn der Athmungsverlust nicht durch Nahrung wieder ersetzt wird, immer mehr an Gewicht verliert und endlich dem Hungertode erliegt, so ist es auch bei der Pflanze. Lässt man nämlich Pflanzen in constanter Dunkelheit keimen, wobei die Assimilation, also die Ernährung mit Kohlenstoff unmöglich ist, so wachsen sie zwar mit Hülfe des disponiblen Reservestoffmaterials eine Zeit lang, aber sie verlieren dabei trotzdem an Trockengewicht und gehen endlich unter Erschöpfung zu Grunde. So ergab z. B. die Analyse von 22 Maiskörnern, welche auf destillirtem Wasser zur Keimung gebracht wurden:

ungekeimt	8,636 g	Trockensubstanz,	worin 0,456 g	Asche.
20 Tage nach der Keimung	4,529 „	„	„ 0,456 „	„

Der Aschengehalt bleibt dabei also ganz unverändert, der durch die Athmung bedingte Stoffverlust erstreckt sich allein auf die organische

Substanz, eben weil durch den Sauerstoff nur die letztere zu Kohlensäure und Wasser oxydirt wird.

Die Bildung von **Kohlensäure** bei der Athmung der Pflanzen ist sehr leicht nachweisbar. Man bringt lebende Pflanzentheile unter eine hermetisch schließende Glasglocke (Fig. 214), in welche eine durch Kalilauge geleitete, also von Kohlensäure völlig befreite Luft eintritt; leitet man die wieder austretende Luft durch Barytwasser, so entsteht in dem letzteren ein Niederschlag von kohlensaurem Baryt. Sammelt man diesen Niederschlag, so kann man durch Wägung desselben die Menge der producirten Kohlensäure bestimmen.

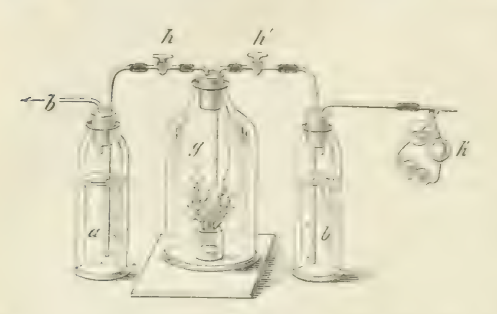


Fig. 214. Apparat zur Nachweisung der Kohlensäurebildung bei der Athmung. Unter der Glocke *g* befinden sich die Pflanzentheile. Vermittelst eines bei *b* angebrachten Aspirators wird Luft durch den Apparat gesaugt. Diese wird zuerst von Kohlensäure befreit, indem sie durch den Kaliapparat *k* geht, so dass sie in dem Barytwasser der Flasche *b* keinen Niederschlag hervorbringt. Die austretende Luft dagegen erzeugt in dem Barytwasser der Flasche *a* einen starken Niederschlag von kohlensaurem Baryt. Die Hähne *h*, *h'* gestatten beliebig die Communication mit den Waschflaschen herzustellen. Nach PFEFFER.

Dass bei der Athmung auch **Wasser** gebildet wird, schloss schon SAUSSURE aus dem Gewichtsverlust getrockneter Keimpflanzen, der größer ausfällt, als es nach der gebildeten Kohlensäuremenge zu erwarten wäre, wenn nur Kohlenstoff verloren ginge. Genauer ist aber erst durch die Elementaranalyse der Verlust von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bei der Athmung ermittelt worden.

Es verlieren nach DETMER 100 Maiskörner beim Keimen im Dunklen:

	C	H	O	oder in Verhältniss	C	:	H	:	O =
nach 8 Tagen	4,57	1,46	3,06	,, ,, ,,	1	:	0,32	:	0,67
,, 4 Wochen	18,69	2,98	18,19	,, ,, ,,	1	:	0,11	:	0,97
,, 5 ,,	23,10	3,75	22,30	,, ,, ,,	1	:	0,16	:	0,97

Vorstehende Zahlen lehren uns erstens, dass die Pflanze bei der Athmung auch Sauerstoff aus ihrer Substanz abgiebt. Dies kann nicht befremden, da die organische Substanz, welche durch die Athmung zerstört wird, selbst Sauerstoff enthält, und letzterer also mit in den Athmungsproducten enthalten sein muss. Und zweitens zeigt sich, dass die relativen Mengen, in welchen CO_2 und H_2O sich bilden, in den verschiedenen Perioden der Keimung wechselnd sind. Selbstverständlich hängt dies mit den in der Pflanze gleichzeitig stattfindenden verschiedenartigen Stoffumwandlungen, die zur Athmung selbst nicht gehören, zusammen, und je nach der Verschiedenheit derselben wird sich das obige Verhältniss verschieden gestalten müssen. So würde, wenn man sich denken wollte, dass bei der Athmung immer nur Kohlenhydrate verbrannt werden und

dass nur soviel Sauerstoff aufgenommen wird, als zur Bildung der ausgeathmeten Kohlensäure erforderlich ist, das Volumenverhältniss $\frac{CO_2}{O} = 1$ gefunden werden müssen, weil das in einem Volumen Kohlensäuregas enthaltene Sauerstoffgas dasselbe Volumen einnimmt; mit anderen Worten: es würde für ein Volumen eingeathmeten Sauerstoffes ein gleiches Volumen Kohlensäure ausgeschieden werden. Thatsächlich hat aber nach den Untersuchungen von BONNIER, GASTON und MANGIN jener Bruch meist nicht den Werth 1: manchmal wird er größer als 1 gefunden, sehr häufig aber ist er kleiner als 1, d. h. das Volumen des von der Pflanze aufgenommenen Sauerstoffes ist dem der abgeschiedenen Kohlensäure überlegen. Aus den vorliegenden Beobachtungen ergiebt sich, dass die Größe dieses Verhältnisses nach Entwickelungsperioden der Pflanze wechselt. So fällt während der Keimung der Werth des Bruches $\frac{CO_2}{O}$ von 1 bis zu einem je nach Species verschiedenen Minimum, um dann wieder auf ungefähr 1 zu steigen; so hat es z. B. beim keimenden Weizen successiv die Werthe 1,05, 0,61, 0,86, 0,97. Bei den perennirenden Pflanzen entspricht das Verhältniss während des Sommers dem Maximalwerth und fällt im Herbst und Winter auf ein Minimum, wobei die Temperatur nicht maßgebend ist. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass das jeweilige Verhältniss $\frac{CO_2}{O}$ durch die gleichzeitig stattfindenden Stoffbildungen in der Pflanze bedingt wird. Das sieht man besonders deutlich bei der Keimung ölhaltiger Samen, wo jenes Verhältniss besonders klein ist, d. h. wo in der Pflanze viel mehr Sauerstoff zurückgehalten wird, als in der gebildeten Kohlensäure sich wieder findet. Dies rührt einfach daher, dass bei der Keimung solcher Samen fettes Oel in Kohlenhydrate umgewandelt wird, was nur unter Vermehrung des Sauerstoffgehaltes möglich ist. Daher findet bei ölreichen Samen während der Keimung sogar eine Zunahme der Pflanzensubstanz an Sauerstoff statt. Man ersieht dies aus den folgenden Zahlen DETMER's, welche den Verlust oder Gewinn angeben, welchen 100 g Hanfsamen bei der Keimung erfahren.

C	*H*	*O*	Trockengewicht	Fettgehalt
—2,65 g	—0,44 g	+0,23 g	—3,03%	—15,56%

Damit stehen auch die von GODLEWSKI erhaltenen Resultate im Einklang, dass stärkehaltige Samen bei der Keimung ungefähr ebensoviel Kohlensäure ausscheiden als sie Sauerstoff aufnehmen, dass aber Fettsamen zur Zeit der stärksten Athmung auf 100 Volumen des aufgenommenen Sauerstoffes nur 55—65 Volumen Kohlensäure ausscheiden, während umgekehrt die reifenden Früchte mit Oelsamen eine dem Volumen nach bedeutend größere Kohlensäuremenge ausscheiden, als die aufgenommene Sauerstoffmenge beträgt, indem hier umgekehrt aus Kohlenhydraten fettes Oel entsteht.

Um das Problem zu lösen, warum Substanzen, die außerhalb des Organismus schwer oxydirbar sind, im Körper der Pflanze wie des Thieres so leicht verbrannt werden, sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Schönbein nahm an, dass der gewöhnliche Sauerstoff durch die lebende Zelle ozonisirt werde, und dass das Ozon dann die gesteigerten Wirkungen ausübe. Eine von Traube herrührende und von Reinke aufgenommene Anschauung geht von der Thatsache aus, dass es gewisse autoxydable Körper giebt, die bei gewöhnlicher Temperatur durch den gewöhnlichen passiven Sauerstoff oxydirt werden und dabei Wasserstoffsuperoxyd bilden. Reinke nimmt solche Autoxydatoren auch in jeder lebenden Zelle an und lässt das dabei entstehende Wasserstoffsuperoxyd unter Beihülfe von Fermenten auf andere Zellenbestandtheile, z. B. Zucker oxydirend einwirken. Nach der von Detmer vertretenen Ansicht sollen dagegen die lebendigen Eiweißmoleküle des Protoplasmas in einer beständigen Selbstzersetzung sich befinden: das eine Dissociationsproduct seien stickstoffhaltige Körper, wie Asparagin etc., die wieder zu lebendigen Eiweißmolekülen regenerirt werden können, das andere seien stickstofffreie Körper, aldehydartiger Natur, die besonders in nascirendem Zustande leicht oxydabel sind und sich mit Sauerstoff zu Kohlensäure und Wasser verbinden. Detmer bestreitet daher auch die Behauptung Reinke's, dass die Athmungsoxydation auch nach dem Tode noch einige Zeit fortbestehe. Uebrigens ist es Pfeffer gelungen, bei Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd, welches in verdünnter Lösung ohne Schädigung von den Zellen aufgenommen wird, auffallende Veränderungen im Innern derselben, nämlich Entfärbungen etc. hervorzubringen, und da diese Veränderungen in den Pflanzen sonst nicht eintreten, dadurch den Beweis zu liefern, dass weder Wasserstoffsuperoxyd noch sonstiger activer Sauerstoff in der lebenden Zelle vorhanden ist. Dass aber in der That Eiweißstoffe in der lebenden Pflanze zersetzt werden, hat Palladin nachgewiesen; wenigstens war dies zu constatiren, nachdem die stickstofffreien Substanzen verbraucht worden waren, und zwar auch bei Abwesenheit von Sauerstoff. Die Zersetzungsproducte sind im letzteren Falle hauptsächlich Tyrosin und Leucin, aber nur sehr wenig Asparagin, während letzteres bei Gegenwart von Sauerstoff fast das einzige stickstoffhaltige Zersetzungsproduct ist.

Es dürfte hier der Ort sein, die von Löw und Bokorny entdeckte Erscheinung zu erwähnen, dass in lebenden Zellen, z. B. von Spirogyra, welche in eine sehr verdünnte alkalische Silberlösung gelegt worden, metallisches Silber abgeschieden wird, während in getödteten Zellen diese Reduction nicht eintritt. Wenn die beiden Forscher dies ein Reagens auf Leben nannten und darauf die Hypothese bauten, dass der die Silberreduction bewirkende Körper ein Aldehyd sei, und dass man im activen Eiweiß die Anwesenheit von Aldehydgruppen annehmen müsse, deren Beweglichkeit die Grundbedingung des Lebens sei, so ist dies freilich immer noch nichts weiter als eine Speculation.

Beeinflussung der Athmung durch äußere Verhältnisse. Auf den Sauerstoffconsum der Pflanze übt erstens die gegebene **Sauerstoffmenge** und der **Luftdruck** einen Einfluss aus, freilich nicht in dem Sinne, wie man früher meinte, dass im reinen Sauerstoffgas die Athmung gesteigert werde. Denn nach neueren Versuchen an Keimpflanzen von Vicia Faba hat sich kein Unterschied in der Menge der gebildeten Kohlensäure ergeben, wenn die Pflanzen abwechselnd eine Stunde lang in gewöhnlicher Luft und in Sauerstoff verweilten, was sich auch gleichblieb, wenn die Versuche in verschiedenen Temperaturen zwischen 2 und 35° C. vorgenommen wurden. Im Gegentheil, man beobachtet, dass Keimpflanzen bei dauerndem Aufenthalt in Sauerstoff sich langsamer und unvollkommen entwickeln, was eher auf eine Verminderung der Athmungsthätigkeit schließen lässt. Diese Abhängigkeit ist besonders von Bert mit

Rücksicht auf den Luftdruck näher untersucht worden. Hiernach wird mit Zunahme des Luftdruckes das Wachsen von Schimmelpilzen und von Keimpflanzen aufgehoben und es tritt ein viel geringerer Sauerstoffconsum ein. So lässt z. B. ein Druck von 10 Atmosphären an Kressesamen keine Keimung mehr zu. Bert hat nun gezeigt, dass hierbei nicht die Höhe des Luftdruckes, sondern die partiäre Pressung des Sauerstoffes das Wirksame ist, denn die nämlichen Erfolge stellen sich in sauerstoffreicheren Gasgemengen schon bei geringerem Drucke ein, und eine sauerstoffärmere Luft muss unter noch höheren Druck versetzt werden, ehe die betreffenden Erfolge an der Pflanze auftreten. — Mit dem Einfluss der Temperatur auf die Athmung haben sich Wolkoff und A. Mayer, Rischavi, Pedersen, Schützenberger und Quinquand näher beschäftigt. Nach diesen Forschern findet in Temperaturen von nahe an 0°, wo kein Wachsen mehr möglich ist, die Pflanze aber noch am Leben bleibt, immer noch schwaches Athmen statt, was an Keimpflanzen, Baumknospen, Pinus-Nadeln etc. constatirt worden ist. Aber mit der Temperatur nimmt auch die Athmungsthätigkeit stetig zu und zeigt selbst dann keine Abnahme, wenn die Versuche bis zur Tödtungstemperatur fortgesetzt werden, um mit Erreichung der letzteren plötzlich zu erlöschen. Die Athmungscurve hat daher einen ganz anderen Verlauf als die Wachsthumscurve. So wurden z. B. bei Weizenkeimlingen in einer Stunde an producirter Kohlensäure gefunden bei 5° C. = 3,30 mg, bei 10° C = 5,28 mg, bei 25° C = 17,82 mg, bei 35° C = 28,38 mg, bei 40° C = 37,60 mg. — Das Licht ist jedenfalls keine Bedingung der Respiration, da die letztere ja auch in der Dunkelheit an allen lebenden Pflanzentheilen beobachtet wird. Dass im gewöhnlichen Lichte gegenüber der Dunkelheit ein größerer Sauerstoffconsum stattfände, dafür haben die an höheren Pflanzen angestellten Versuche keinen klaren Nachweis erbracht. Bonnier, Gaston und Mangin haben für Pilze sogar eine merkliche Verminderung der Athmung durch diffuses Licht gegenüber der Dunkelheit gefunden. Dagegen hat Pringsheim gezeigt, dass im concentrirten Sonnenlichte (wie man es mittelst einer Linse nach Ausschluss der erwärmenden Strahlen erzeugen kann) eine äußerst energische Athmung eintritt, die schon nach wenigen Minuten auf die in solcher Weise insolirten Theile tödtlich wirkt. Pringsheim constatirte, dass nur bei Gegenwart von Sauerstoff das concentrirte Licht diesen Erfolg hat, in einem sauerstofffreien Luftstrome aber ohne Wirkung ist; es handelt sich also bei dieser Beeinflussung wirklich um den Athmungsprocess. Auch die einzelnen farbigen Strahlen des Spectrums haben diese Wirkung, jedoch die blauen und violetten in höherem Grade als die gelben und rothen. — Endlich haben die soeben genannten französischen Forscher bei den Pilzen mit zunehmender Luftfeuchtigkeit eine Steigerung der Athmung, bei Mangel an Nahrung eine allmähliche Abnahme derselben bis zu unbedeutender Größe beobachtet.

§ 68. II. Die intramoleculare Athmung. Wenn lebende Pflanzentheile in sauerstofffreier Luft, wie Wasserstoffgas, Stickstoffgas, Stick-

oxydul u. dgl. oder im luftleeren Raume sich befinden, so dauert die Entwicklung und Ausscheidung von Kohlensäure fort, und es bilden sich zugleich noch andere Producte, welche bei der gewöhnlichen Sauerstoffathmung nicht auftreten, insbesondere regelmäßig Alkohol. Es haben zwar schon ältere Beobachter an Früchten, die im sauerstofffreien Raume sich befinden, die Fortdauer der Kohlensäureausscheidung und die Alkoholbildung bemerkt, aber erst nachdem durch PFLÜGER an lebenden Fröschen die Fortdauer der Kohlensäureausscheidung im sauerstofffreien Raume constatirt worden war, ist diese Thatsache durch die Untersuchungen von LECHARTIER und BELLAMY, PASTEUR, TRAUBE, BREFELD und MÜNTZ als eine allgemeine auch für alle lebenden Pflanzen nachgewiesen worden. Man hat diese Athmung als intramoleculare bezeichnet, weil hierbei kein Sauerstoff aufgenommen wird, der organisches Material zu Kohlensäure oxydiren könnte, weil also die ausgeathmete Kohlensäure ganz aus Molecülen der organischen Substanz sich bildet. Mit dieser Abspaltung von Kohlensäure aus organischen Verbindungen scheint nothwendig die Bildung von Nebenproducten, insbesondere des Alkohols verbunden zu sein, welche regelmäßig die intramoleculare Athmung begleiten.

Nicht bloß an verschiedenen Früchten, wie Aepfeln, Birnen, Weintrauben etc. lässt sich im sauerstofffreien Raume Kohlensäure-Ausathmung unter gleichzeitiger Alkoholbildung constatiren, sondern man hat schließlich die gleiche Erscheinung auch in vielen anderen Fällen, wie an Keimpflanzen, Blättern, Blüthen, sowie an Pilzen und zwar auch an solchen, welche nicht zu den Hefepilzen gehören, nachgewiesen. Es mag schon hier erwähnt werden, dass die Alkoholbildung der Gährungspilze im Grunde dieselbe Erscheinung ist, und dass sie also nicht auf eine besondere Art von Pflanzen beschränkt ist. Freilich ist sie bei der intramolecularen Athmung bei den meisten Pflanzen lange nicht so ausgiebig, als wie es bei den Hefepilzen der Fall ist, weßhalb denn eben andere Pflanzen als Gährungserreger wenig brauchbar sind. Ueberhaupt ist die Menge des bei der intramolecularen Athmung producirten Alkoholes bei den einzelnen Pflanzen sehr ungleich; so wurde von den genannten Forschern nach längerer Zeit an Alkohol erhalten von Blättern und Blüthen verschiedener Pflanzen ca. $^1/_2$, bei Kirschen 1,8 bis 2,5, bei Erbsenkeimpflanzen bis zu 5% des Frischgewichtes.

Was die Mengenverhältnisse der Kohlensäure anlangt, die bei der intramolecularen Athmung gebildet werden, so zeigt sich in der ersten Zeit nach Sauerstoffausschluss, auf das gleiche Gewicht der Pflanzentheile bezogen, meist kein Unterschied von der gewöhnlichen Athmung; alsdann aber nimmt die Kohlensäurebildung zunächst schnell ab und sinkt späterhin nur allmählich. Auch besteht kein allgemeines festes Verhältniss zwischen der Sauerstoffathmung und der intramolecularen hinsichtlich der gebildeten Kohlensäuremenge. PFEFFER hielt sie anfänglich bei der intramolecularen Athmung für $^1/_3$ derjenigen der normalen, WORTMANN beide für gleich; MÖLLER hat aber bei Versuchen sowohl mit öl- wie mit stärkehaltigen keimenden Samen gefunden, dass manche Pflanzen ungefähr der

einen, andere der zweiten Annahme, wieder andere keiner der beiden folgen. In der That hat dann auch PFEFFER beobachtet, dass, wenn die Sauerstoffathmung = 1 gesetzt wird, die Kohlensäureproduction bei der intramolecularen für Keimpflanzen von Senf 0,177, für solche von Vicia Faba 1, für junge Fichtenzweige 0,077 beträgt und für Pilze zwischen 0,310 (Bierhefe) und 0,666 (Cantharellus cibarius) liegt. Man wird also annehmen dürfen, dass im Allgemeinen bei der intramolecularen Athmung weit weniger Kohlensäure als bei der normalen producirt wird. Dass indessen bei lange fortdauernder intramolecularer Athmung große Quantitäten Kohlensäure gebildet werden, geht z. B. aus der Beobachtung von LECHARTIER und BELLAMY hervor, wonach zwei Birnen von 282 g Gewicht nach 5 Monaten 1762 ccm Kohlensäure ergaben, und BREFELD erhielt aus Erbsenkeimpflanzen nach 3 Monaten das sieben- bis achtfache ihres Volumens Kohlensäure durch intramoleculare Athmung.

Die Kohlensäure, welche bei der intramolecularen Athmung gebildet wird, muss aus organischen Verbindungen stammen, die dabei consumirt werden. Je nach Species und Pflanzentheilen sind dies verschiedene Stoffe, und dementsprechend sind auch die Producte, die dabei entstehen, ungleich. Bei den Hefepilzen liefert, wie längst bekannt, der Zucker, welcher vergohren wird, das Material für die Bildung der Kohlensäure und des Alkohols, wovon unten noch näher die Rede sein wird. Auch an Früchten, welche intramolecular athmen, haben die oben genannten Forscher einen Verbrauch von Kohlenhydraten constatirt. Nach JENTYS ist die intramoleculare Athmung bei stärkeführenden Samen viel leichter als bei ölführenden hervorzurufen, und es wird dabei von jenen eine viel größere Menge Kohlensäure erzeugt, als von diesen. Dass die entstehende Kohlensäure nicht wohl ein Spaltungsproduct der Eiweißstoffe sein kann, hat DIAKONOW wahrscheinlich gemacht, denn er fand, dass die Schimmelpilze Penicillium glaucum, Aspergillus niger und Mucor stolonifer im sauerstofffreien Raume nur dann Kohlensäure ausscheiden, wenn ihnen Glykose mit als Nährmaterial geboten wird. Pflanzen, welche Mannit enthalten, was besonders von vielen größeren Pilzen gilt, vergähren diesen Stoff zu Kohlensäure und Alkohol, und dabei wird neben der Kohlensäure auch Wasserstoff ausgeschieden. Mannit ist nämlich eine mit den Zuckerarten verwandte, aber nicht zu den Kohlenhydraten gehörige Verbindung, welche mehr Wasserstoff als diese enthalten: er kann also nur unter Abscheidung von Wasserstoff in vergährbaren Zucker übergehen. Es ist denn auch von MÜNTZ nachgewiesen worden, dass nur diejenigen Pilze, welche Mannit enthalten, Wasserstoffentwickelung zeigen, und dass die letztere immer dann aufhört, wenn Sauerstoffzutritt erfolgt, d. h. wenn die intramoleculare Athmung der normalen Platz macht; so producirten z. B. 200 g frischer Agaricus campestris in sauerstofffreier Luft in 36 Stunden 30,03 ccm Wasserstoff. Es liegen von älteren Forschern mehrfach Angaben vor, wonach Schwämme Wasserstoffgas aushauchen sollen; vermuthlich haben sich die betreffenden Versuchsobjecte in sauerstofffreier oder -armer Luft befunden. Nach DE LUCA bilden auch die Blätter, Blüthen und unreifen Früchte der Oliven, sowie

die Blätter von Ligustrum, Platanus und Eugenia australis bei Aufenthalt in reiner Kohlensäure Wasserstoff; es ist aber wenigstens für Oliven und Liguster das Vorhandensein von Mannit schon constatirt.

Die intramoleculare Athmung ist ebenso wie die normale an die Fortdauer des Lebens geknüpft. Eine dauernde Entziehung des Sauerstoffes hat, wie schon oben hervorgehoben wurde, den Tod zur Folge. Aber nach den vorliegenden Beobachtungen können Birnen, Aepfel und andere Früchte 3 Monate und länger ohne Sauerstoff bleiben und dabei durch intramoleculare Athmung sich am Leben erhalten; an Weintrauben ist die letztere nach 10 bis 16 Tagen noch lebhaft und erlischt erst nach 4 bis 6 Wochen, an Erbsenkeimpflanzen sogar erst nach 3 Monaten. Nur solange als die intramoleculare Athmung fortdauert, vermag die Pflanze ihre Sauerstoffrespiration von neuem zu beginnen, wenn ihr wieder Sauerstoffgas zugeführt wird. Aber nach dem Erlöschen der intramolecularen Athmung kann die Pflanze auch durch Zuleitung von Sauerstoff nicht wieder zum Leben und zur Athmung zurückgebracht werden. Es hat daher die Annahme PFEFFER's viel Wahrscheinliches, dass die intramoleculare Athmung das Primäre und erst die Ursache der gewöhnlichen Sauerstoffathmung ist, indem man sich denken könnte, dass durch jenen Process in der Pflanze erst die Affinität zum freien Sauerstoff geschaffen und der letztere in den Stoffwechsel gezogen werde. In welcher Beziehung die Alkoholbildung dazu steht, ist nicht hinlänglich aufgeklärt: PFEFFER sucht das Unterbleiben derselben bei der gewöhnlichen Sauerstoffathmung so zu erklären, dass der Alkohol im Augenblicke der Entstehung durch Vereinigung mit Sauerstoff wieder zu vegetabilischer Substanz regenerirt wird.

§ 69. III. Wärmebildung durch Athmung. Da die Athmung ein Oxydationsprocess ist, so muss auch überall damit ein Freiwerden von Wärme verbunden sein, bei den Pflanzen ebenso wie bei den Thieren. Nur ist eine so starke Selbsterwärmung, wie bei den warmblütigen Thieren, bei den Pflanzen im Allgemeinen nicht zu erwarten, theils weil bei den letzteren die Respiration nicht energisch genug ist, theils weil die lebhafte Transpiration, welche die meisten an der Luft befindlichen Pflanzentheile erleiden, eine Wärmebindung bedingt. Darum sind sogar die meisten an der Luft wachsenden Pflanzentheile gewöhnlich etwas kühler als ihre Umgebung. Wenn man aber lebende Pflanzentheile aufeinanderhäuft, so dass die abkühlend wirkende Transpiration unterdrückt wird, so lässt sich die Selbsterwärmung überall constatiren. Bekannt ist ja die Erwärmung der keimenden Gerste bei der Malzbereitung, das Warmwerden des aufgehäuften frischen Heues; auch an allerhand anderen keimenden Samen, Blättern oder Blüthen kann man, wie GÖPPERT zuerst beobachtete, die Selbsterwärmung constatiren, wenn man sie z. B. unter einer Glasglocke anhäuft und ein Thermometer hineinsteckt. Die am lebhaftesten athmenden Organe, nämlich die großen Blüthen gewisser Pflanzen, lassen sogar ohne weiteres die Wärmebildung nachweisen, wenn man die Thermometerkugel zwischen die Blüthentheile einführt. Am stärksten ist

sie an den Blüthenkolben der Aroideen, wo sie schon im vorigen Jahrhundert von LAMARCK entdeckt und später von vielen anderen Forschern wie VROLIK und DE VRIES, VON BEEK und BERGSMA, DUTROCHET etc. genauer untersucht wurde. Die Kolben von Colocasia odora sind bis um 22° C. wärmer als die umgebende Luft, nämlich 43° C. warm gefunden worden, bei Arum maculatum kann die Keule um 10° C. wärmer als die umgebende Luft werden. Dabei ist die Erwärmung in der Gegend der weiblichen Blüthen am geringsten, höher in derjenigen der fruchtbaren Staubgefäße, noch höher in derjenigen der sterilen Staubgefäße und am höchsten in der Keule, und die hauptsächlichste Erwärmung findet in den peripherischen Gewebelagen der Keule statt. In den Blüthen von Victoria regia fand CASPARY in der Narbenscheibe einen Temperaturüberschuss gegen die umgebende Luft von 3,0 bis 8,1° R., an den Antheren einen solchen von 8,7 bis 12,2° R. SAUSSURE beobachtete in den männlichen Blüthen des Kürbis eine um 4 bis 5° C höhere Temperatur als in der umgebenden Luft; in den weiblichen Blüten dieser Pflanze war die Temperaturerhöhung nur $^2/_3$ so groß. Auch an manchen anderen großen Blüthen ist im Freien ansehnliche Selbsterwärmung beobachtet worden. Die größte Wärmebildung scheint im aufgeblühten Zustande der Blüthe stattzufinden, doch hat DUTROCHET auch schon an Blüthenknospen verschiedener Pflanzen bei Einführung der thermoelektrischen Nadel in den Fruchtknoten Temperaturerhöhung gefunden, wie es denn überhaupt DUTROCHET gelungen ist, mittels Thermoelektricität an verschiedenen anderen Pflanzentheilen, sowie in größeren Schwämmen, wenn dieselben nur in dampfgesättigter Luft gehalten wurden, Selbsterwärmung um Bruchtheile von Thermometergraden zu constatiren. Auch bei niederen Pilzen hat man Wärmebildung nachweisen können.

Dass die Wärmebildung der Pflanze auf die Athmung zurückgeführt werden muss, hat SAUSSURE bewiesen, indem er zeigte, dass die Erwärmung der Pflanzentheile mit dem Sauerstoffconsum steigt und fällt, und dass die am energischsten athmenden Blüthenkolben der Aroideen zur Zeit ihrer höchsten Erwärmung auch den meisten Sauerstoff consumiren. Ebenso hat GARREAU bei einem Versuch mit Arum italicum den mittleren Temperaturüberschuss mit den pro Stunde verbrauchten Sauerstoffmengen steigend gefunden. Auch an keimenden Samen hat man constatirt, dass die Erwärmung mit der Intensität der Athmung steigt. Nach KRAUS verliert in der That der Kolben von Arum italicum während der Erwärmung in wenigen Stunden 74,1 % seiner Trockensubstanz, wobei die reichen Mengen von Stärkemehl und Zucker, die er enthält, verschwinden, während der Stickstoffgehalt, desgleichen Gerbsäure und die anorganischen Bestandtheile unverändert bleiben. Die Papillen der Epidermis des Kolbens, welche reichlich feinkörniges Protoplasma enthalten, scheinen nach KRAUS die Uebertragung des Sauerstoffes an die inneren, die stärkeenthaltenden Zellen zu bewirken. Indessen entspricht die Wärmebildung nicht ganz der Kohlensäureausscheidung, was schon von KRAUS und demnächst eingehender von BONNIER ermittelt worden ist; zu dem nämlichen Resultat haben auch RODEWALD's Untersuchungen geführt. BONNIER schloss die Pflanzengewebe in einen Thermocalorimeter ein und bestimmte bei gleichbleibender Temperatur sowohl die Menge der abgegebenen Wärme als auch die gebildete Kohlensäure. Dabei ergab sich, dass die wirklich frei gewordene Wärme nicht derjenigen gleich ist, welche bei der Verbrennung von Kohlenstoff zu Kohlensäure frei geworden wäre. So fand sich bei

der Keimung von Erbsen die entwickelte Wärme größer als die theoretisch aus der Verbrennung berechnete, nämlich 12 : 4. Umgekehrt ist in der letzten Periode der Keimung, sowie bei Blüthen und Früchten die freigewordene Wärme kleiner als die durch Verbrennung berechnete. BONNIER nimmt daher an, dass außer bei der Athmung auch bei der Umbildung von Reservestoffen in assimilirbare Baustoffe Wärme frei wird, dass dagegen die Entstehung der Reservestoffe in den Früchten mit Wärmeaufnahme verbunden sei. Die Eingangs genannten Forscher, welche sich mit der Respiration beschäftigten, haben eine tägliche Periodicität in der Wärmebildung constatirt, wonach das Maximum am Tage, jedoch zu verschiedenen Stunden eintritt. Ob dies mit einer entsprechenden Schwankung der Athmungsthätigkeit zusammenhängt oder einen anderen Grund hat, ist noch unbekannt. Der Zusammenhang der Wärmebildung mit der Athmung wird übrigens auch dadurch erwiesen, dass, wie mehrfach constatirt worden ist, in irrespirablen Gasen, wie in Stickstoff, Wasserstoff oder Kohlensaure die Wärmebildung mit der Athmung schnell aufhört.

Wenn die normale Athmung erloschen ist, aber die intramoleculare noch andauert, lässt sich auch noch eine geringe Wärmebildung der Pflanze nachweisen. ERIKSSON fand an lebenden Keimpflanzen, Blüthen und Früchten, wenn dieselben im Wasserstoffgas sich befanden, einen Temperaturüberschuss von 0,1 bis 0,3° C. Eine ähnliche schwache Erwärmung fand er auch an Hefepilzen, wenn dieselben in Wasserstoffgas sich befanden, wo ihre Gährthätigkeit unterdrückt ist, während sie bei stattfindender Gährung bis 3,9° C. sich erwärmten.

Literatur. 1. Normale Athmung. SCHEELE, Chemische Abhandlungen von der Luft. 1777. — INGENHOUSZ, Versuche mit Pflanzen. Wien 1786. — SAUSSURE, Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804. (auch Deutsch in OSTWALD's Klass. d. exakt. Wiss. No. 15 u. 16. Leipzig 1890.) — GRISCHOW, Ueber die Athmung der Gewächse. Leipzig 1819. — BOUSSINGAULT, Ann. des sc. nat. 1838. 2. sér. T. X. — GARREAU, Ann. des sc. nat. 1851. 3. sér. T. XVI. — SACHS, Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. pag. 263. — A. MAYER, Landwirthsch. Versuchsstationen 1875. pag. 245 u. 1876. pag. 340. — BORODIN, Sur la respiration des plantes. Florence 1875 u. Mémoires de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1881. 7. sér. T. XXVII. Nr. 4. — RISCHAVI, Landwirthsch. Versuchsstationen 1876. pag. 321. — LASKOVSKY, Landwirthsch. Versuchsstationen 1874. pag. 231 u. 1878. pag. 195. — SACHS, Keimung von Pisum sativum. Leipzig 1872. — DETMER, Untersuchungen über die Keimung ölhaltiger Samen. Cassel 1875. — Ueber Pflanzenathmung. Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Medic. u. Naturw. 18. Nov. 1881. — Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Breslau 1883. pag. 167. — Botan. Zeitg. 1888. pag. 40. — PALLADIN, Eiweißzersetzung in den Pflanzen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 205 u. 296. — LÖW u. BOKORNY, Ein chemischer Unterschied zwischen lebendigem und todtem Protoplasma. PFLÜGER's Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 25. 1881. pag. 150. Bd. 26. pag. 50. — PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1887. pag. 194. — Botan. Zeitg. 1887. pag. 849. — Berichte d. deutsch. chem. Ges. Bd. 21. pag. 1848. — Botan. Centralbl. Bd. 38. pag. 581. Bd. 39. pag. 369. Bd. 40. pag. 161. — SCHÜTZENBERGER u. QUINQUAND, Compt. rend. 1873. Bd. 77. pag. 273. — PEDERSEN, Resumé d. compt. rend. d. travaux du laborat. d. Carlsberg. 1878. pag. 26. — BERT, Compt. rend. 1873. Bd. 77. pag. 531. — Ann. d. chim. et de physique 1876. 5. sér. VII. pag. 146. — La pression barométrique 1878. — PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 347 ff. — Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Abhandl. d. Ges. d. Wiss. Leipzig 1889. pag. 375. — TRAUBE, Activirung des Sauerstoffes. Berichte d. deutsch. chem. Ges. 1882. pag. 659. — REINKE, Autoxydationen der lebenden Pflanzenzelle. Botan. Zeitg. 1883. Nr. 5. — Zeitschr. f. physiol. Chemie 1882. pag. 263. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 216. — GODLEWSKI, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenathmung. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII. — BONNIER, GASTON und MANGIN, Recherches physiologiques sur les champignons. Compt. rend. T. XCVI. pag. 1075. — Méthodes pour étudier l'influence de la lumière sur la

respiration. Bull. soc. bot. de France 1883. pag. 235. — Sur les variations de la respiration des graines etc. Bull. soc. bot. de France 1884. pag. 306. — Bonnier u. Mangin, Sur la respiration des plantes aux différents saisons. Bull. soc. bot. de France 1885. pag. 175. — Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879. XII. pag. 326. — Monatsber. d. Berliner Akad. 16. Juni 1881. — Rodewald, Untersuchungen über die Wärme- und Kohlensäureabgabe athmender Pflanzentheile. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII, XIX u. XX.

2. Intramoleculare Athmung. Lechartier u. Bellamy, Compt. rend. 1869. Bd. 69. pag. 466. 1872. Bd. 75. 1874. Bd. 79. — Pasteur, Compt. rend. 1872. Bd. 75. pag. 1056 u. Étude sur la bière. Paris 1876. — Traube, Bericht d. chem. Gesellsch. 1874. pag. 885. — Brefeld, Landwirthsch. Jahrb. 1876. — Müntz, Ann. de chim. et de physique 1876. 5. sér. VIII. — De Luca, Ann. des sc. nat. 1878. 6. sér. T. VI. pag. 292. — Wortmann, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1880. II. — Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. 1878. — Ueber intramoleculare Athmung. Untersuchungen aus dem bot. Inst. Tübingen I. — Wilson, Ueber Athmung der Pflanzen. Flora 1881. Nr. 6. — Borodin, Ueber innere Athmung. Botan. Zeitg. 1881. pag. 127. — Möller, Ueber Pflanzenathmung. Berichte d. deutsch. bot. Ges. II. 1884. pag. 35 u. 306. — Diakonow, Intramoleculare Athmung und Gährthätigkeit der Schimmelpilze. Berichte d. deutsch. bot. Ges. IV. 1886. — Jentys, Botan. Centralbl. 1886 XXVIII. pag. 50.

3. Wärmebildung. Lamarck, Flore française. Paris 1878. II. pag. 538. — Senebier, Physiologie végétale. Genf 1800. III. pag. 314. — Huber, Journal de physique 1804. pag. 284. — Göppert, Wärmeentwickelung in der lebenden Pflanze. Breslau 1832. — Vrolik u. de Vries, Ann. des sc. nat. 1836. 2. sér. T. V. pag. 142. 1839. 2. sér. T. XI. pag. 77. — Van Beek u. Bergsma, Observations thermoélectriques sur l'élévation de température d. fleurs d. Colocasia. Utrecht 1838. — Dutrochet, Ann. des sc. nat. 1840. 2. sér. T. XIII. pag. 81. — Garreau, Ann. des sc. nat. 1851. 3. sér. T. XVI. — Caspary, Flora 1856. pag. 218. — Eriksson, Untersuchungen aus d. bot. Inst. Tübingen 1881. I. pag. 105. — G. Kraus, Ueber die Blüthenwärme bei Arum italicum. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle 1884. — Bonnier, Compt. rend. T. CII. pag. 448. — Cohn, Thermogene Wirkung von Pilzen. Schles. Ges. f. vaterl. Cult. 1889. pag. 150.

3. Kapitel.

Die Gährungen und die anderen Einwirkungen auf das Substrat.

§ 70. Im vorigen Paragraph wurde schon angedeutet, dass die Bildung von Alkohol durch Pflanzenzellen eine mit der intramolecularen Athmung Hand in Hand gehende Erscheinung ist, indem dabei nicht bloß Producte vollständiger Verbrennung, wie Kohlensäure und Wasser, sondern auch eigenthümliche organische Verbindungen, in diesem Falle Alkohol gebildet werden, wobei es Zucker ist, welcher von der Pflanze in dieser Weise umgewandelt wird. Man nennt nun von jeher alle Stoffumwandlungen, welche gelöste oder auch feste organische Körper durch pflanzliche Organismen erleiden, Gährung, und unterscheidet je nach den Gährungsproducten sehr verschiedene Gährungen, die immer durch specifische Fermentorganismen hervorgerufen werden und auch von den zur Verarbeitung kommenden Stoffen abhängig sind. Freilich finden die Gährungen keineswegs immer nur bei Ausschluss von Sauerstoff statt, so dass man nicht sicher sagen kann, ob oder inwieweit sie mit der intramolecularen Athmung oder überhaupt mit der Athmung verkettet sind. Sie mögen darum, wenn

auch im Anschluss an die Athmung, so doch hier besonders behandelt werden.

An die Athmungs- und Gährungsproducte schließen sich auch noch mancherlei andere Ausscheidungsproducte der Pflanze an, durch die zum Theil auffallende Veränderungen an dem Substrat der Pflanze bewirkt werden. Nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauch können diese Erscheinungen nicht eigentlich als Gährung bezeichnet werden, doch findet ihre Betrachtung am naturgemäßesten auch hier ihre Stelle.

Die eigentlichen Gährungen haben, wie erwähnt, ihre besonderen Fermentorganismen. Die letzteren sind vorzugsweise Sprosspilze und Spaltpilze. Die Gährungen, welche diese verschiedenen Organismen hervorrufen, werden benannt nach dem hauptsächlichen Product, welches die betreffende Gährung liefert, so dass man also von Alkoholgährung, Milchsäuregährung, Buttersäuregährung, schleimiger Gährung, Essigsäuregährung, fauliger Gährung oder Fäulniss, Salpetersäuregährung oder Nitrification etc. redet.

Meistens sind es verschiedene Stoffe, welche durch die besonderen Fermentorganismen in diese Gährungen versetzt werden. Doch kann auch eine und dieselbe Substanz, z. B. eine Zuckerlösung entweder der Alkoholgährung, der Milchsäuregährung, der Buttersäuregährung oder der schleimigen Gährung anheimfallen, je nachdem dieser oder jener Pilz die Umsetzung bewirkt.

Im Allgemeinen ist jeder Fermentorganismus nur der einzigen für ihn charakteristischen Gährung fähig. Doch scheint der Wirkungskreis mancher Spaltpilze ausgedehnter zu sein. Indessen ist es nicht leicht, einen sicheren Nachweis hierfür zu erbringen, da sich in die betreffenden Versuche leicht andere Spaltpilze einschleichen, die dann die Erreger anderer Umsetzungen sein können. Hiermit hängt auch die Streitfrage zusammen, ob gewisse verschieden wirkende Spaltpilze besondere Species oder nur Züchtungsformen einer Art sind. Die interessanten Untersuchungen Buchner's haben gezeigt, dass die Milzbrandbacterien mit den Heubacterien specifisch identisch sind, indem sie mit Veränderung ihres Substrates und ihrer Ernährungsbedingungen ihren malignen Charakter verlieren und denjenigen der Pilze des Heuaufgusses annehmen und umgekehrt. Seitdem ist von manchen Seiten der Vermuthung Raum gegeben worden, dass auch manche andere pathogene Pilze Züchtungsformen von Pilzen sein möchten, die für gewöhnlich anderes Substrat bewohnen und andere Umsetzungen bewirken, während Andere an der streng specifischen Wirksamkeit jeder Spaltpilzart festhalten. Indessen gehört die weitere Verfolgung dieser Frage in die specielle Mykologie.

Ein Versuch, die Gährungen zu erklären, ist besonders durch die von Nägeli aufgestellte Theorie der Alkoholgährung gemacht worden, wobei von den Vorgängen bei der intramolecularen Athmung ausgegangen wird. Sämmtliche Gährungen sind streng an die Lebensthätigkeit des Protoplasmas der Zelle geknüpft; nur die lebenden Fermentorganismen vermögen Gährung zu erregen. Diese Thatsache ist durch Pasteur's Versuche

bewiesen worden, wonach Alkoholgährung, Fäulniss etc. unterbleiben, wenn die Organismen durch Kochen der betreffenden Flüssigkeiten getödtet worden sind und die in die Versuchsgefäße gelangende Luft durch einen Wattepfropf filtrirt wird, worin die in der Luft suspendirt enthaltenen Pilzkeime zurückgehalten werden. Dasselbe wird auch dadurch bewiesen, dass Gährung, Fäulniss etc. erlöschen oder verhütet werden, wenn durch die sogenannten desinficirenden Mittel, wie Carbolsäure, Salicylsäure, Chloroform etc. die Fermentorganismen getödtet worden sind. Auf diese Thatsache gründet sich die Nägeli'sche Theorie, indem sie annimmt, dass es Bewegungszustände im lebenden Protoplasma sind, welche auf die Moleküle der vergährbaren Substanz übertragen werden und deren Zerspaltung veranlassen. Diese Bewegungen bleiben bei den meisten Pflanzen bei der intramolecularen Athmung auf das Protoplasma beschränkt, pflanzen sich aber bei den mit Gährungsvermögen ausgestatteten Pilzen über das Protoplasma hinaus bis in die nächst umgebende Flüssigkeit fort und reißen, wenn dort vergährbare Stoffe vorhanden sind, die Moleküle derselben aus ihrem bisherigen Verbande. Freilich ist damit noch keine genügend klare Vorstellung von der Gährthätigkeit des lebenden Protoplasmas gewonnen, ebensowenig wie damit eine Erklärung gefunden ist für die verschiedenen Zerspaltungen, welche von den verschiedenen Pilzen bewirkt werden.

Für eine Reihe anderer Umsetzungen, welche Pflanzenzellen an ihrem Substrate hervorbringen, muss eine andere Erklärung Platz greifen, indem hier die Zellen einen ganz bestimmten isolirbaren Stoff produciren, welcher als Ferment die betreffende Umwandlung erzielt. Auf diese Erscheinungen dürfte passend der Ausdruck Gährung nicht ausgedehnt werden. So giebt es Sprosspilze und Spaltpilze, welche bald diastatische, bald invertirende, außerdem auch peptonisirende und Zellhaut lösende Fermente abscheiden. Auch die Ausscheidung organischer Säuren durch die Wurzelhaare der höheren Pflanzen, wodurch diese Zellen ungelöste mineralische Bodenpartikel aufzuschließen im Stande sind, wie wir bei der Ernährung genauer erfahren werden, schließt sich hier an; nicht minder auch die vielfachen ähnlich lösenden Wirkungen der Pilzmycelien und Flechtenhyphen auf ihr festes Substrat. Es ist nicht näher bekannt, welches die Stoffe sind, die diese Pilze ausscheiden, um pflanzliche, insbesondere harte, verholzte oder cuticularisirte Zellmembranen, sowie harte thierische Gebilde etc. aufzulösen, wenn sie diese Körper durchbohren und durchwuchern. Ebensowenig wissen wir darüber etwas, ob bei den pathogenen Pilzen die Wirkungen, welche dieselben auf ihren Wirth hervorbringen, bloß mit der Nahrungserwerbung dieser Parasiten zusammenhängen oder auch noch durch die Ausscheidung bestimmter Stoffe aus den Pilzzellen bedingt werden. Die Wirkungen der parasitischen Pilze bestehen ja nicht überall in directen Beschädigungen und Zerstörungen der befallenen Organe, sondern es wird durch sie oft nur ein Reiz auf die letzteren ausgeübt, der dieselben zu veränderten und energischeren, jedoch abnormen Lebensthätigkeiten veranlasst, wovon in § 35 die Rede gewesen ist. Uebrigens

ist in der jüngsten Zeit auch die Hypothese aufgetaucht, dass Pilze gewisse Ausscheidungsproducte erzeugen, durch deren Anhäufung ihr eigenes Fortkommen behindert wird; man hat darauf Methoden zur Bekämpfung oder Heilung infectiöser Krankheiten zu begründen gesucht. Diese Ausscheidungsproducte dürften zur Klasse der Eiweißkörper gehören, sind jedoch noch keineswegs genügend bekannt. Ob auch bei höheren Pflanzen etwas Aehnliches der Fall ist, wie man aus der Erfolglosigkeit, gewisse Pflanzen auf demselben Boden unmittelbar nach einander zweimal anzubauen, schließen könnte, ist noch unentschieden.

Dass übrigens die Anhäufung der Gährungs- und Ausscheidungsproducte auf die Thätigkeit der betreffenden Organismen nachtheilig wirkt, dürfte eine Thatsache von allgemeiner Gültigkeit sein, denn solches ist insbesondere für die Pilze der Alkoholgährung, der Buttersäure-, Milchsäuregährung etc. constatirt.

Die Beziehungen zum Sauerstoff sind für die Gesammtheit der Gährungen noch nicht genügend aufgeklärt. Unzweifelhaft sind nach Nägeli die Sprosspilze auch bei Gegenwart von Sauerstoff der Alkoholgährung fähig, während andererseits nach Pasteur bei Luftzutritt die Buttersäuregährung und auch andere Spaltpilzgährungen gehemmt werden. Wachsthum und Vermehrung findet bei Gegenwart von Sauerstoff bei allen Gährungsorganismen, auch wenn keine Gährung dabei erfolgt, statt. Ist aber Sauerstoff ausgeschlossen, so ist jedenfalls für gewisse Fermentorganismen, wie für die Pilze der Alkoholgährung, der Buttersäuregährung etc., mit der Gährthätigkeit Befähigung zum Wachsen und zur Vermehrung verbunden, denn ohne geeignetes Gährmaterial findet im sauerstofffreien Raume Wachsen und Vermehrung nicht statt.

1. Alkoholgährung oder geistige Gährung heißt die Umsetzung von Zucker in Weingeist oder Alkohol, auf welcher bekanntlich die Weinbereitung, die Bierbrauerei und die Branntweinbrennerei beruhen. Die hierbei thätigen Fermentorganismen, welche die sogenannte Hefe bilden, gehören einer besonderen Ordnung der Pilzklasse an, den Sprosspilzen; es sind Arten der Gattung Saccharomyces. Die verschiedenen Arten der geistigen Gährung pflegen ihre bestimmten Species und Rassen von Saccharomyces zu haben, bezüglich deren jedoch auf die specielle Mykologie verwiesen werden muss. Allen diesen Sprosspilzarten ist gemeinsam, dass sie in Lösungen von Zucker denselben zerspalten in Alkohol, welcher in der Gährflüssigkeit gelöst bleibt, und in Kohlensäure, welche zum Theil in Blasenform aus der Flüssigkeit entweicht, wobei sich zugleich die sich vermehrenden Hefepilze ansammeln und zwar bald als Bodensatz, sogenannte Unterhefe, bei langsamerer oder Untergährung bald als Oberflächendecke, sogenannte Oberhefe, bei lebhafterer oder Obergährung.

Bezüglich der Producte der geistigen Gährung ist von Pasteur festgestellt worden, dass der Zucker nicht einfach in die beiden vorherrschend auftretenden Stoffe, Alkohol und Kohlensäure, zerspalten wird, sondern dass auch noch verschiedene Nebenproducte erzeugt werden, indem etwa 6 % des verschwindenden Zuckers zur Bildung von Glycerin, Bernsteinsäure und einigen anderen Stoffen verwendet werden. Wie groß der Stoffumsatz bei der Gährung sein kann, geht aus Nägeli's Versuchen hervor, wobei die bei 30° C. in 24 Stunden vergohrene Zuckermenge 40 Mal größer war als das auf Trockensubstanz bezogene Gewicht der wirksam gewesenen Hefe. Uebrigens kann nach vollendeter Gährung der gebildete Alkohol von den Spross-

pilzen als Nahrung benutzt und im gewöhnlichen Athmungsprocesse zu Kohlensäure und Wasser verbrannt werden.

Wie schon bei der intramolecularen Athmung erwähnt, ist die Alkoholbildung bei Sauerstoffmangel eine im Pflanzenreiche weit verbreitete Erscheinung. Auch die meisten Pilze schließen sich darin den übrigen Pflanzen an: sie bilden bei Sauerstoffausschluss als Product intramolecularer Athmung Alkohol. Von diesen giebt es aber alle Uebergänge zu den wirklich gährtüchtigen Pilzen, d. h. denjenigen, welche auch bei Gegenwart von Sauerstoff Alkoholgährung erregen. Die wirkungskräftigsten in dieser Beziehung sind eben die Sprosspilze; doch trifft dies auch noch für einige andere Pilze zu. So erzeugen nach Brefeld die Mucor-Arten, welche normalerweise als Schimmelpilze auf Mist und anderen Substraten, also nicht als Gährungsorganismen leben, wenn sie in Zuckerlösung untergetaucht werden, Alkoholgährung, wobei sie sogar hefeartige Formen annehmen. Unter diesen ist Mucor racemosus am gährtüchtigsten, in geringerem Grade sind es M. mucedo und stolonifer. Dagegen bilden nach Brefeld andere Schimmelpilze, wie Penicillium glaucum, Botrytis cinerea, Oidium lactis ohne Luftabschluss in Zuckerlösung keinen Alkohol; nur bei Sauerstoffausschluss entsteht in ihnen wie in anderen Pflanzen Alkohol, gleichgültig ob sie in der Luft oder in Zuckerlösung sich befinden. Es handelt sich also bei der Alkoholgährung um eine Fähigkeit, welche der Anlage nach in allen Pflanzen vorhanden und in dem Gährungsorganismus nur in weitgehender Weise ausgebildet ist, derart, dass hier die umsetzende Wirkung sich auch auf die in der umgebenden Flüssigkeit enthaltenen Stoffe erstreckt und dass Gegenwart von Sauerstoff diese Umsetzung nicht hemmt.

Es sind nur bestimmte Zuckerarten, welche von den Alkoholgährungspilzen vergohren werden können. Die Sprosspilze versetzen hauptsächlich nur die der Traubenzuckergruppe angehörigen Zuckerarten, also Traubenzucker und Fruchtzucker, außerdem aber auch die Maltose in Gährung, während Rohrzucker und andere erst nach Umwandlung in Trauben- oder Fruchtzucker vergohren werden. Milchzucker wird ebenfalls in alkoholige Gährung versetzt, worauf die Bereitung des Kumys aus Stutenmilch und des Kephir aus Kuhmilch in den asiatischen Ländern beruht. Es findet sich im Kephir nach Beyerinck eine eigenthümliche Saccharomyces-Art und ein Bacillus; die erstere erregt die Alkoholgährung, der letztere erzeugt nur Milchsäure.

Zu den äußeren Bedingungen der geistigen Gährung gehört erstens eine gewisse Temperatur. Das Optimum scheint zwischen 25 und 30° C. zu liegen; mit steigender Temperatur wird nach Nägeli zuerst die Gährthätigkeit, dann erst Wachsthum und Vermehrung der Organismen gehemmt. — Auch die Anhäufung der Gährungsproducte wirkt sistirend, wie sie auch die Entwickelung der Hefepilze ungünstig beeinflusst. Bei Steigerung der Tension der Kohlensäure auf 25 Atmosphären wird die Alkoholgährung verhindert. Wenn der Alkoholgehalt der Flüssigkeit auf 14 Gewichtsprocente gestiegen ist, so hört die Gährthätigkeit auf; bei dem minder gährtüchtigen Mucor racemosus ist diese Grenze schon bei 2,5 bis 5, bei Mucor stolonifer bei 1,3 Procent erreicht. — Auch kleine Mengen Säure stören die Gährung, z. B. nach Märcker 0,1 Proc. Buttersäure, oder nach Hayduck 0,2 Proc. Schwefelsäure, während Milchsäure erst bei 3,5 Proc. hemmend wirkt.

2. Michsäuregährung, d. i. die durch einen Spaltpilz, Bacterium acidi lactici, zustande kommende Gährung, deren Product Milchsäure ist. Sie findet statt in der sauren Milch, beim Sauerwerden von Speisen und Getränken etc. Es werden dabei verschiedenartige Kohlenhydrate, wie Milchzucker, andere Zuckerarten, Stärkemehl etc. in Milchsäure umgesetzt, wobei Zutritt von freiem Sauerstoff nöthig ist, indem der Pilz, der an der Oberfläche der Flüssigkeiten ein Häutchen bildet, Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure abscheidet. Das Temperaturoptimum der Milchsäuregährung liegt bei 44 bis 52° C., darüber nimmt sie wieder ab.

3. Buttersäuregährung heißt die Umwandlung von Zucker, Mannit, Stärkemehl oder Milchsäure in Buttersäure, die unter Entwickelung von Kohlensäure und Wasserstoffgas vor sich geht und die nach Pasteur und Prazmowksi durch den Spaltpilz Clostridium butyricum Prazm. (Amylobacter Clostridium Trec.) bewirkt wird, der auch bei Ausschluss von Sauerstoff vegetirt und seine Gährthätigkeit ausübt.

Dieser nämliche Pilz erregt auch die sogenannte Cellulosegährung, d. h. er scheidet ein Ferment ab, durch welches die Cellulosemembranen pflanzlicher Gewebe aufgelöst werden, was jedoch nur geschieht, wenn dem Pilz kein Zucker geboten ist.

4. Als schleimige Gährung oder Gummigährung bezeichnet man die Erscheinung, dass zuckerhaltige Flüssigkeiten, wie Rübensaft, Wein oder Bier eine schleimige, fadenziehende Beschaffenheit annehmen, indem Zucker in Gummi oder Mannit übergeführt wird, was durch die Thätigkeit eines Spaltpilzes, des Ascococcus Billrothii geschieht.

5. Ammoniakgährung nennt man die Bildung von Ammoniak aus Harnstoff, wodurch der Harn alkalische Reaction annimmt. Sie wird erregt durch einen Spaltpilz Micrococcus ureae.

6. Essiggährung heißt die durch einen Spaltpilz, Bacterium aceti, bewirkte Umwandlung von Alkohol in Essigsäure, wie sie bei der Essigfabrikation stattfindet. Diese Gährung ist eine Oxydationsgährung, denn sie besteht in einer Uebertragung von Sauerstoff auf den Alkohol. Der Pilz ist hier, wie Pasteur gezeigt hat, der Sauerstoffübertrager; er bildet auf der Oberfläche der alkoholhaltigen Flüssigkeit ein Häutchen und wirkt nur, wenn er an der Oberfläche sich befindet; versenkt man ihn, so steht der Process still, bis eine neue Essigpilzhaut an der Oberfläche entstanden ist. Nach Umsetzung des Alkohols kann der Pilz bei Sauerstoffzutritt die gebildete Essigsäure zu Kohlensäure und Wasser oxydiren.

7. Der sogenannte Reifungsprocess der Käse wird nach Adametz durch die Entwickelung gewisser Bakterien bedingt.

8. Faulige Gährung oder Fäulniss nennt man die Zersetzung vieler stickstoffhaltigen organischen Verbindungen, welche durch üblen Geruch bemerklich wird, und wobei verschiedene organische Verbindungen, sowie Kohlensäure, Kohlenwasserstoffe, Schwefel, Wasserstoff, auch Ammoniak und freier Stickstoff gebildet werden. Sie ist ebenfalls eine Oxydationsgährung, denn sie findet nur bei Gegenwart von Sauerstoff statt; bei reichlichem Luftzutritt wobei die hochoxydirten organischen Verbindungen, wie Kohlensäure und Wasser nebst Ammoniak entstehen, wird der Process als Verwesung bezeichnet. Durch Pasteur's Versuche wurde zuerst bewiesen, dass auch die Fäulniss durch lebende Organismen erregt wird. Die verschiedenen Stoffe haben vielfach ihre besonderen Fäulnisspilze. Auf festen Substraten, wie reifen Früchten, allerhand Esswaaren u. dergl. sind es vorzugsweise Schimmelpilze, hauptsächlich die beiden Arten Penicillium glaucum und Mucor mucedo, in Flüssigkeiten, also in Aufgüssen auf allerlei stickstoffreiche, pflanzliche oder animalische Substanzen u. dergl. ist vornehmlich der Spaltpilz Bacterium termo, welcher durch seine massenhafte Vermehrung die betreffenden Flüssigkeiten trübt, der Gährungserreger, in Aufgüssen auf Heu ist es der Heupilz, Bacillus subtilis.

9. Die Schwefelbacterien (Arten von Beggiatoa etc.), welche in schwefelwasserstoffhaltigem Substrat vorkommen, oxydiren nach Winogradski den Schwefelwasserstoff zunächst in Schwefel, den sie in ihrem Protoplasma in Körnchen abscheiden (S. 62), und führen ihn dann weiter in Schwefelsäure über.

10. Nitrification oder Salpetergährung heißt die Oxydation von Ammoniak zu Salpetersäure, ein Process, der sich in jedem Erdboden vollzieht, wenn derselbe Ammoniaksalze enthält. Zwar wird auch durch Berührung mit gewissen anorganischen Körpern Ammoniak in Salpetersäure umgewandelt, doch hat die im Erdboden erfolgende Nitrification den Charakter einer durch ein organisirtes Ferment hervorgerufenen Gährung, was Schlösing und Müntz zuerst erkannten, denn nach den Beobachtungen dieser Forscher steht der Process unterhalb + 5° C. still, erfolgt bei 12° lebhaft, erreicht bei 37° sein Maximum und findet bei 50° langsam, von 55° an gar nicht mehr statt. Auch ist Sauerstoffzutritt nothwendig, weshalb für die Nitrification ein durchlässiger poröser Boden am günstigsten ist. Trotzdem ist es weder diesen noch anderen Beobachtern gelungen, den wirklichen nitrificirenden Organismus aufzufinden und zu isoliren, denn die gewöhnlichen isolirbaren im Boden lebenden Organismen besitzen keine nitrificirende Kraft, wie von Adametz und mir festgestellt wurde. Kürzlich ist es aber Winogradsky gelungen, einen wirklich nitrificirenden

Organismus zu isoliren, einen Spaltpilz, der aus ellipsoidischen Zellen von 0,9—1,0 μ Länge besteht und den er Nitromonas nennt. Die Isolirung soll darauf beruhen, dass es ein Pilz sei, der nicht wie andere Pilze sich auf Gelatine ernähren lässt, sondern bei Ausschluss aller organischen Substanz gedeiht, wobei also die übrigen Pilze verschwinden müssen. Dieser Pilz würde also seinen Kohlenstoff aus Kohlensäure beziehen: für seine künstliche Ernährung wurde ein Zusatz von kohlensaurer Magnesia gegeben; die Begünstigung der Nitrification durch kohlensauren Kalk im Erdboden würde hiermit im Zusammenhange stehen. Die Fähigkeit eines Pilzes ohne Chlorophyll aus Kohlensäure seinen Kohlenstoff zu erwerben, wird uns bei der Ernährung näher beschäftigen. Hüppe hatte angenommen, dass die Kohlensäure, indem sie dem Pilze den Kohlenstoff liefert, den Sauerstoff zur Nitrification des Ammoniaks hergiebt. Winogradsky stellt sich dagegen vor, dass der Sauerstoff der Kohlensäure nicht abgespalten werde und zur Nitrification diene, sondern, dass der Pilz aus Kohlensäure und Ammoniak ein Amid, vielleicht Harnstoff zu seiner Ernährung herstellt, während der zur Nitrification dienende Sauerstoff aus der Luft übertragen werde, weil ja ohne freien Sauerstoff keine Nitrification erfolgt.

11. Reduction von Nitraten. Bei Sauerstoffausschluss oder mangelhaftem Luftzutritt verschwindet, wie Schlösing zuerst beobachtete, die Salpetersäure aus dem Erdboden, indem sie zu Ammoniak und freiem Stickstoff reducirt wird. Gayon und Dupetit sowie Heräus haben aus Erdboden und Flusswasser verschiedene Bakterienformen isolirt, welche diese reducirenden Wirkungen ausüben, und auch von verschiedenen pathogenen Bakterien die gleiche Fähigkeit constatirt. Manche reduciren bei Luftabschluss, andere haben aber auch bei Sauerstoffzutritt die Fähigkeit Nitrate zu Nitriten zu reduciren. Es dürfte hiernach specifisch verschiedene Spaltpilze geben, von denen die einen oxydirende, die anderen reducirende Wirkungen gegenüber Ammoniak und Salpetersäure besitzen. Doch fehlt es über sie und ihr Vorkommen im Erdboden noch an genaueren Untersuchungen.

12. Farbstoffgährungen. Durch manche der sogenannten chromogenen Spaltpilze wird das Substrat, auf oder in welchem dieselben sich entwickeln, intensiv gefärbt. So entsteht die sogenannte blaue Milch durch Bacterium syncyanum; die gelbe Milch durch Bacterium xanthinum, rothe Milch, sowie Röthungen von Brod, Mehl, Kartoffeln etc. durch Micrococcus prodigiosus etc. Es ist nun aber noch nicht entschieden, ob diese Farbstoffe außerhalb der Spaltpilzzellen durch deren Wirkung auf das Substrat entstehen und dann erst theilweise den Zellen eingelagert werden, oder ob sie Inhaltsproducte der Zellen sind und nachher aus der Zelle nach außen diffundiren. Im letzteren Falle würde es sich nicht um Gährungen, sondern um Erzeugung vegetabilischer Farbstoffe handeln, wie sie vielfach den Pilzen eigenthümlich sind. Es sind übrigens nicht blos Spaltpilze, welche Färbungen des Substrates bedingen; auch bei höheren Pilzen kommen solche Erscheinungen vor, wie z. B. beim grünfaulen Holze, wo die Holzzellmembranen von demselben grünen Farbstoff durchtränkt sind, welcher auch der darauf wachsenden Peziza aeruginosa eigen ist.

13. Ausscheidungen von Fermenten, wodurch Umsetzungen am Substrat der Pflanze hervorgebracht werden, kennt man namentlich folgende:

a. diastatische Fermente. Solche werden von manchen Spaltpilzen ausgeschieden, welche dadurch die Fähigkeit erhalten, Stärkekörner zu corrodiren, sowie es auch Speichel thut, und wie es als verbreiteter Vorgang auch in den stärkeführenden Zellen der höheren Pflanzen geschieht, wo Diastase innerhalb der Zellen gebildet wird und zur Wirkung kommt. Nach Wortmann thun die Bakterien dies nur bei Gegenwart von atmosphärischer Luft. Sie scheiden dabei ein ungeformtes Ferment ab; welches sich isoliren lässt und auch dann noch wie Diastase diese Wirkung auf die Stärkekörner hervorbringt. — Ein ähnliches Ferment bewirkt die Auflösung von Cellulosemembranen pflanzlicher Gewebe (was incorrect als Cellulosegährung bezeichnet wurde), wie es bei dem oben erwähnten Buttersäuregährungspilz und anderen Spaltpilzen der Fall ist.

b. invertirende Fermente, insbesondere das Invertin, ein Körper, welcher Rohrzucker in Traubenzucker umsetzt, also eine an sich gährungsunfähige

in eine gährungsfähige Zuckerart invertirt, was auch durch verschiedene chemische Actionen bewirkt wird. Hoppe-Seyler, Gunning, Hansen und Andere haben dieses Invertin aus den Hefepilzen durch Ausziehen mittelst Glycerin isolirt; aus 500 g Hefe erhält man ungefähr 2 g Invertin, und ein Gewichtstheil des letzteren vermag 760 Gewichtstheile Invertzucker zu bilden. Auf diesem Gehalte an Invertin beruht es, dass Hefepilze auch Rohrzucker vergähren können, doch sind nicht alle Saccharomyces-Arten dessen fähig, weil sie nicht alle Invertin enthalten. Auch andere Pilze, z. B. Mucor racemosus, sowie viele Spaltpilze invertiren.

c. peptonisirende Fermente, d. h. solche, welche Eiweißstoffe zu lösen, also Gelatine zu verflüssigen vermögen, werden von sehr vielen Spaltpilzen und Schimmelpilzen ausgeschieden. Die verdauenden Wirkungen, welche die insektenfressenden Pflanzen auf thierische Körper ausüben, sind vielleicht auch auf die Mitwirkung peptonisirender Spaltpilze zurückzuführen. Weiteres über diese Frage bei der Ernährung.

Literatur. Pasteur, Ann. d. chim. et de physique 1860. 3. sér. T. LVIII u. 1862. 3. sér. T. LXIV. — Compt. rend. 1861. Bd. 52; 1863. Bd. 56; 1872. Bd. 75. — Étude sur la bière. Paris 1876. — Schützenberger, Die Gährungserscheinungen. Leipzig 1876. — A. Mayer, Lehrbuch der Gährungschemie. Heidelberg 1879. — Einfluss des Sauerstoffzutrittes auf die alkoholische Gährung. Landwirthsch. Versuchsstationen 1880. pag. 302. — Nägeli, Die niederen Pilze. München 1877. — Theorie der Gährung. München 1879. — Fitz, Berichte der chem. Gesellsch. 1873 und 1876. — Brefeld, Landwirthsch. Jahrb. 1874. Bd. 3; 1875. Bd. 4; 1876. Bd. 5. — Märcker, Zeitschr. f. Spiritusindustrie 1881. pag. 114. — Hayduck, Daselbst. pag. 341. — Buchner, Sitzungsber. d. bair. Akad. d. Wiss. 7. Febr. 1880. — Prazmowski, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentbildung einiger Bakterienarten. Leipzig 1880. — Van Tieghem, Sur la fermentation de la cellulose. Compt. rend. 1879. Bd. 88. — Wortmann, Das diastatische Ferment der Bakterien. Zeitschr. f. physiol. Chemie VI. 1882. — Hansen, Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques. Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet. Kopenhagen 1881—1888. — Schlösing und Müntz, Compt. rend. 1877. Bd. 84. — Heräus, Ueber das Verhalten der Bakterien im Brunnenwasser. Zeitschr. f. Hygiene. I. 1886. — Frank, Ueber die Mikroorganismen des Erdbodens. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1886. CVIII. — Hüppe, Ueber Trinkwasser etc. in Schilling's Journ. f. Gasbel. und Wasserversorgung 1887. — Winogradsky, Recherches sur les organismes de la nitrification. Ann. de l'Instit. Pasteur 1890. — Schlösing, Compt. rend. 1873. Bd. 77. pag. 203 u. 353. — Gayon und Dupetit, Compt. rend. 1882. Bd. 95. pag. 644 u. 1365. — Beyerinck, Kefyr, refer. in Just, bot. Jahresb. 1889. I. pag. 167. — Adametz, Bakteriol. Untersuch. über den Reifungsprocess der Käse. Landwirthsch. Jahrb. 1889. pag. 227. — Arbeiten von Schröter, Cohn und Neelsen über chromogene Spaltpilze in Cohn's Beiträgen zur Biologie. Bd. I. Heft 2 und Bd. III. Heft 2.

4. Kapitel.

Die Ernährung im Allgemeinen.

§ 71. Eins der wesentlichsten Merkmale aller Lebewesen ist die Erscheinung, dass sie bis zu einem gewissen Zeitpunkte ihres Lebens an Masse zunehmen, dass sie schwerer werden. Bei den Pflanzen ist dies sogar im allerhöchsten Maße der Fall: der erwachsene Baum und schon eine gewöhnliche Staude repräsentiren ein Körpergewicht, gegen welches das Samenkorn, aus dem eine solche Pflanze hervorgeht, eine verschwindende Quantität von Pflanzensubstanz darstellt. Die Pflanze muss also

Stoff aus ihrer Umgebung erwerben und daraus neue vegetabilische Substanz erzeugen. Alle hierauf abzielenden Processe werden in ihrer Gesammtheit als Ernährung bezeichnet.

Zur schärferen Begriffsbestimmung ist jedoch hinzuzufügen, dass nur diejenige Vermehrung des Körpergewichts einer Pflanze oder eines Pflanzentheiles als Ernährung gelten kann, welche durch Zunahme der Trockensubstanz bedingt wird. Eine Vergrößerung des Volumens und eine Vermehrung des Gewichtes, wobei nur eine Aufnahme von Wasser im Spiele ist, darf nicht als Ernährung bezeichnet werden. Es wäre also irrig, die Erscheinung des Wachsens an und für sich mit Ernährung gleichbedeutend zu nehmen oder auch nur als sicheres Zeichen von stattfindender Ernährung zu betrachten. Wenn wir z. B. Samen oder in Winterruhe befindliche Knollen oder Zwiebeln im Finsteren unter bloßer Verabreichung von reinem Wasser zum Keimen und Treiben veranlassen, so entwickeln sich die embryonalen Organe jener Pflanzentheile durch lebhaftes Wachsthum bis zu einer gewissen, oft nicht unbedeutenden Größe. Wurzeln, Stengel, Blätter und sogar Blüthen können producirt werden. Aber wenn von einer so gewachsenen Pflanze das Trockengewicht bestimmt wird, so erweist sich dasselbe nicht größer als dasjenige des Samens war, aus welchem sich die Pflanze entwickelt hat, ja es ist sogar geringer geworden, weil während der Entwickelung durch die fortdauernde Athmung ein Verlust von Stoff stattgefunden hat. Das ganze Wachsen und Produciren war also hier ohne Nahrungsaufnahme erfolgt, nämlich mit Hülfe des Reservestoffmateriales, welches schon von Anfang an in den betreffenden Pflanzentheilen aufgespeichert worden war und nun unter bloßer Aufnahme von Wasser zur Bildung neuer Zellen verwendet werden konnte.

Während die Pflanze durch Aufnahme von Nahrungsstoffen ihre Körpersubstanz vermehrt, geht ihr aber gleichzeitig durch die ununterbrochen fortdauernde Athmung immer wieder etwas davon verloren, denn wir haben ja die Athmung als einen ganz allgemeinen Lebensprocess aller Pflanzen und Pflanzentheile kennen gelernt. Eine Zunahme des Körpergewichts der Pflanze zeigt also an, dass die Erwerbung von Nahrungsstoffen größer ist als der Stoffverbrauch durch die Athmung. Es herrscht also in dieser Beziehung Uebereinstimmung mit den Verhältnissen in der Thierwelt.

Was die zeitliche Regelung der Ernährung bei den Pflanzen betrifft, so sind die Verhältnisse am einfachsten und wiederum mit denjenigen in der Thierwelt auf das nächste verwandt bei Pflanzen von kurzer Lebensdauer, wozu wir namentlich auch mit die sogenannten einjährigen Pflanzen rechnen, welche in einer einzigen Sommerperiode ihr Leben vollenden. Man darf annehmen, dass bei der Keimung, sobald die Sporen der Kryptogamen einen Keimschlauch getrieben und die Samen der Phanerogamen die ersten Wurzeln und Blätter entwickelt haben, sogleich mittelst dieser Organe Nahrung erworben wird, wenn solche geboten ist. Allerdings findet die Entwickelung dieser Keimtheile wesentlich auf Kosten der Reservestoffe statt, welche als erste Nahrung des

jungen Pflänzchens bereits von der Mutterpflanze in den Sporen und Samen niedergelegt ist, wie wir später näher sehen werden. Es ist dadurch die Zufuhr von Nahrung für die Periode der Keimung vollständig entbehrlich gemacht; die Entwickelung der jungen Pflanze ist gesichert bis zu dem Zeitpunkte, wo sie genügende Organe zu selbständiger Nahrungserwerbung bekommen hat. Jene Reservestoffe sind daher vergleichbar den Nährstoffen in den Eiern der eierlegenden Thiere oder etwa auch der Muttermilch bei den Säugethieren. Mit der Erstarkung und dem Zahlreicherwerden der Ernährungsorgane steigert sich die Nahrungserwerbung und dauert wohl mehr oder weniger bis zum Lebensende der Pflanze, welches mit dem Reifwerden der Früchte und Samen erreicht ist. Aber sicher pflegt die Ernährungsthätigkeit während der Reifungsperiode der einjährigen Pflanze allmählich nachzulassen, die Wurzeln arbeiten weniger, die grünen Blätter werden nach und nach abgestoßen oder hören zu functioniren auf, weil ihr Chlorophyll resorbirt wird, und die volle Ausreifung der Früchte ist mehr ein Umsatz der bereits in der Pflanze enthaltenen Stoffe. So scheint überhaupt die Erwerbung der Nahrung bei der einjährigen Pflanze hauptsächlich in eine der Fruchtperiode vorausgehende Zeit zu fallen, die wiederum je nach Arten einen verschieden großen Theil der ganzen Entwickelungsperiode der Pflanze umfassen und auch während dieser Zeit wieder eine steigende und fallende Curve zeigen dürfte; doch fehlt es darüber und über die Factoren, von denen dies beeinflusst wird, leider noch an genügenden Untersuchungen. Aehnliches zeigt sich vielfach bei den Pilzen, wo auch oft die letzte Ausbildung der Fruchtorgane von einer weiteren Nahrungszufuhr unabhängig ist. Verwandte Erscheinungen finden wir auch in der Thierwelt, wenn wir uns an die mit vollkommener Metamorphose begabten Insecten erinnern, bei denen vielfach die Ernährung in den Larvenzustand fällt, während das fertige Insect keine Nahrung mehr zu sich nimmt.

Bei Pflanzen mit vieljähriger Lebensdauer ist wenigstens in den gemäßigten und kalten Zonen die Ernährung alljährlich periodisch unterbrochen durch die Ruhezeit, welche die Pflanze durchmacht. Jedenfalls trifft dies insofern zu, als diese Pflanzen während dieser Zeit ihre grünen Assimilationsorgane, die ihnen zur Nahrungsaufnahme aus der Luft dienen, abgeworfen haben, um sie erst bei Beginn jeder neuen Vegetationsperiode wieder neu zu erzeugen. Auch bringt die niedere Temperatur des Winters wie alle Lebensthätigkeiten, so auch die Ernährungsvorgänge zum Stillstand; es ruht also in dieser Zeit vermuthlich auch die Aufnahme von Nährstoffen aus dem Erdboden, trotzdem dass die Wurzelorgane bei den perennirenden Pflanzen während des Winters unverändert erhalten bleiben. Ob jedoch die Wurzeln dieser Pflanzen im Winter bei warmem Wetter und in frostfreien Bodenschichten, sowie diejenigen vieler Stauden, von denen manche nur eine kurze Zeit im Frühlinge mit grünen Blättern vegetiren, in der Zeit ihres unbelaubten Zustandes keinerlei Ernährungsthätigkeit ausüben, darüber fehlt es noch an Untersuchungen. Auch im Thierreiche finden wir die winterliche Unterbrechung der Ernährung bei allen Winterschlaf

haltenden Thieren. Alle mehrjährigen Pflanzen sammeln vor Eintritt in die Winterruhe Reservenährstoffe an, welche ihnen beim Erwachen der Vegetation im Frühlinge zur Bildung der neuen Ernährungsorgane, insbesondere der neuen grünen Blätter dienen. Daher ist auch hier die Neubildung dieser Organe von gleichzeitiger Ernährung unabhängig; wie bei der Keimung der Samen können auch aus Knollen, Rhizomen, Zwiebeln, abgeschnittenen Baumzweigen, sobald dieselben bei genügender Wärme nur in Wasser gestellt werden, die neuen Triebe gebildet werden.

Die wichtigste Frage in der Ernährungslehre ist die, **womit ernährt sich die Pflanze**, also die Frage nach den **Nährstoffen** derselben. Es giebt wohl wenige Erscheinungen in der Welt, die so das Nachdenken des Menschen herausfordern, wie das Werden der Pflanze, die Erzeugung unserer eigenen Lebensmittel, und wir finden es begreiflich, dass schon die ältesten Naturforscher und Philosophen sich diese Frage vorlegten und dieselbe beantworteten, soweit es die damalige Naturkenntniss gestattete. Von einer einigermaßen genügenden Beantwortung derselben konnte aber selbstverständlich erst seit der Begründung der wissenschaftlichen Chemie Ende des vorigen Jahrhunderts die Rede sein. Denn erst seit dieser Zeit sind wir im Stande, die Stoffe, aus denen die Körperwelt besteht, scharf zu definiren nach den Elementen, aus denen sie zusammengesetzt sind; und zugleich hat uns die Chemie durch ihre wichtigste Lehre von der Beständigkeit der chemischen Elemente auch die richtige Grundlage für die Ernährungslehre gegeben, wonach keines der am Aufbau des Pflanzenkörpers betheiligten Elemente etwa in der Pflanze erst erzeugt worden sein kann, sondern aus der Außenwelt in Form von Nahrung in sie gelangt sein muss.

Es ist daher auch zweckmäßig, die Frage nach den Nährstoffen der Pflanze zunächst so zu stellen: welche chemischen Elemente sind zum Aufbau des Pflanzenkörpers erforderlich? Das kann man nun aber nicht ohne weiteres aus der chemischen Analyse des erwachsenen Pflanzenkörpers entnehmen, denn von den darin sich findenden verschiedenen Elementen, die wir oben aufgezählt haben, könnte manches für die Pflanze ganz entbehrlich sein und seinen Weg nur deshalb in dieselbe gefunden haben, weil es ihr zufällig mit den eigentlichen Nährstoffen zusammen dargeboten war. Es ist daran um so mehr zu denken, als die Pflanze ja nicht wie das Thier Nahrungsstoffe in einen Verdauungskanal aufnimmt und das Unbrauchbare in Form von Excrementen ausscheidet. Denn von den Stoffen, welche die Pflanze in Form von Lösungen durch Diosmose in sich aufnimmt, wird im Allgemeinen nichts wieder ausgeschieden und auch unbrauchbare Stoffe müssen sich also in der Pflanze anhäufen, sobald sie von ihr absorbirt werden. Es führt uns dies also auf den Begriff der **eigentlichen** oder **echten Nährstoffe**, worunter wir diejenigen Elemente verstehen müssen, welche für die normale Entwickelung der Pflanze unentbehrlich sind. Allerdings ist die Grenze zwischen unechten und echten Nährstoffen bei der Pflanze mitunter schwer zu ziehen. Während z. B. das Zink, dessen Salze sich in Pflanzen, die auf

Galmeiboden wachsen, ziemlich reichlich findet, unzweifelhaft von den echten Nährstoffen auszuschließen ist, weil es auf gewöhnlichem zinkfreiem Boden, also normal in der Pflanze fehlt, so kann die Sache beim Silicium schon anders aufgefasst werden. Denn Kieselsäure, die in allen Erdböden vorhanden ist, wird daselbst auch von allen Pflanzen aufgenommen und allerdings nur zum Aufbau von Zellmembranen neben Cellulose mit verwendet; sie kann aber eben so gut auch entbehrt werden, denn in künstlichen Nährlösungen ohne Silicium entwickeln sich dieselben Pflanzen in jeder Beziehung gesund, nur dass den betreffenden Zellmembranen die Kieseleinlagerung fehlt und die Pflanzentheile daher nicht die natürliche Härte und Rauhigkeit besitzen.

Die Entscheidung darüber, welche Elemente die echten Nährstoffe der Pflanze ausmachen, kann für einige derselben schon aus rein theoretischen Gründen gegeben werden, nämlich für diejenigen, welche an der Zusammensetzung der organischen Verbindungen betheiligt sind, die den wesentlichen Bestandtheil der Pflanzensubstanz ausmachen. Denn die Zellmembranen, das Protoplasma und andere Gebilde, ohne welche Zellen und Pflanzen überhaupt undenkbar sind, bestehen aus solchen organischen Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, beziehendlich Stickstoff. Diese Elemente, die man deshalb auch die organogenen Elemente nennt, müssen daher ohne Weiteres als die wichtigsten echten Nährstoffe betrachtet werden. Außer diesen sind aber noch eine ganze Anzahl anderer Elemente als regelmäßige Bestandtheile in den Pflanzen zu finden, bezüglich welcher die Frage, ob sie echte Nährstoffe oder nicht sind, nicht so einfach zu beantworten ist. Hier muss der Versuch entscheiden, d. h. es muss geprüft werden, ob die Pflanze sich normal ernährt und entwickelt oder nicht, wenn das fragliche Element in der Nahrung vollständig ausgeschlossen ist. Diese Versuche bestehen in einer Ernährung der Pflanze mit künstlichen Nährstoffgemischen, die wir nach unserer Willkür zusammensetzen. Man bedient sich hierzu entweder der sogenannten Wasserculturen, d. h. man ersetzt den Erdboden durch Wasser, indem man die Samen über Wasser keimen und die Pflanze mit ihren Wurzeln in dem letzteren sich entwickeln lässt. In dem Wasser löst man ein beliebiges Gemisch von Nährsalzen auf. Da aber manche Pflanzen in Wasser weniger gut sich entwickeln als in einem festen Boden, so erzielt man oft bessere Erfolge mit Sandculturen. Dazu wird ein reiner weißer Quarzsand benutzt, welcher vorher geglüht und dann mittelst salzsäurehaltigen Wassers und zuletzt mit reinem Wasser ausgewaschen worden ist; dieser Sand wird mit einer entsprechenden Nährstofflösung begossen und vertritt dann, wenn alle erforderlichen Nährsalze zugegen sind, sehr gut den gewöhnlichen Erdboden. Um nun die Bedeutung eines bestimmten Elementes für die Pflanze zu ermitteln, stellt man Parallelculturen nach diesen Methoden an, wobei man beiden Versuchsreihen ein gleich zusammengesetztes Nährsalzgemisch darbietet, worin sämmtliche Elemente, die in den Pflanzenaschen vorkommen, enthalten sind, nur mit dem Unterschiede, dass in der einen Versuchsreihe

das betreffende fragliche Element ausgeschlossen bleibt. Wenn nun beide Culturreihen sich völlig gleich entwickeln, so muss das betreffende Element als entbehrlich für die Pflanzenspecies gelten, die zu dem Versuche gewählt worden war. Wenn dagegen in den Culturen, wo das fragliche Element ausgeschlossen blieb, die Pflanzen stets sich abnorm entwickeln und nicht gedeihen, so muss demselben eine unentbehrliche Rolle zugeschrieben werden.

Auf diese Weise ist festgestellt worden, dass folgende elf Elemente die Reihe der echten Nährstoffe der Pflanzen ausmachen: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, woran man als zwölftes allenfalls noch das Silicium anreihen könnte. Selbstverständlich kann dies streng genommen nur für diejenigen Pflanzenspecies als sicher gelten, an welchen dies durch die erwähnten künstlichen Ernährungsversuche geprüft worden ist, denn man wird nicht erwarten dürfen, dass in der ganzen Pflanzenwelt die Nahrungsbedürfnisse übereinstimmend sein werden. Da man aber doch schon mit einer Anzahl von Vertretern der verschiedensten Familien der Phanerogamen und zwar hauptsächlich mit Culturpflanzen solche Versuche gemacht und dabei immer gleichsinnige Resultate erhalten hat, so dürften die letzteren zu verallgemeinern sein, solange bis etwa Abweichungen für gewisse Pflanzen nachgewiesen sind. Letzteres ist jedenfalls für die Pilze schon geschehen, da bei diesen nach Nägeli einige der aufgezählten zu den Aschenbestandtheilen der Pflanzen gehörige Elemente entbehrlich, wie das Eisen, oder durch andere nahe verwandte Elemente vertretbar sind, wie Kalium, Calcium und Magnesium, worüber unten bei den betreffenden Nährstoffen das Nöthige mitgetheilt werden wird.

Es folgt schon aus dem Begriff der Unentbehrlichkeit, dass, um eine gedeihliche Entwickelung der Pflanzen zu erzielen, kein einziges der genannten Elemente fehlen darf, und dass, wenn letzteres der Fall sein sollte, die anderen Nährstoffe, auch wenn sie in reichlicher Menge geboten sind, ohne Erfolg bleiben müssen. Ebenso selbstverständlich und aus den Erfolgen entsprechender Versuche zu beweisen ist die andere Thatsache: das Gedeihen der Pflanzen ist dadurch bedingt, dass alle genannten Nährstoffe in der für den Bedarf der Pflanze hinreichenden Menge vorhanden sind; mit anderen Worten: es wird immer derjenige Nährstoff, welcher in der für die Bedürfnisse der betreffenden Pflanze am wenigsten genügenden Menge vorhanden ist, die Pflanzenentwickelung beherrschen, insofern als sein ungenügendes Quantum die übrigen Nährstoffe nicht zur vollen Wirkung kommen lässt und als durch eine Vermehrung dieses einzigen Stoffes im Erdboden die Entwickelung der betreffenden Pflanze gehoben werden kann, nämlich solange bis dieses Element in der Reihe der nothwendigen Nährstoffe nicht mehr im Minimum vorhanden ist, welche Thatsache man als das Gesetz des Minimums bezeichnet. Das Vorstehende stellt zugleich die fundamentalen Sätze des rationellen Pflanzenbaues dar.

Es genügt aber nicht, nur zu wissen, welche Elemente die Pflanzennahrung ausmachen; eine nicht minder wichtige Aufgabe der Ernährungslehre ist es, uns zu sagen, in welchen chemischen Formen dieselben von der Pflanze beansprucht werden. In der Natur stehen der Pflanze die genannten Elemente in Form verschiedener chemischer Verbindungen zur Verfügung, und nur Sauerstoff und Stickstoff außerdem auch in elementarer Form. Es ist nun auch mittelst der künstlichen Ernährungsversuche die Frage nach der näheren chemischen Natur der Pflanzennahrung geprüft, und insbesondere auch der Nährwerth der einzelnen chemischen Verbindungen zu bestimmen versucht worden für solche Elemente, die in verschiedenen Formen geboten sein können, so z. B. die Frage wie der Stickstoff wirkt in organischer Verbindung, als Ammoniaksalz, als Nitrat oder in elementarer Form, oder welches Kalisalz am besten zur Ernährung mit Kalium taugt, etc. Wir werden bei der Besprechung der einzelnen Elemente der Pflanzennahrung auch mit diesen Fragen uns beschäftigen.

Die Ernährungslehre hat uns endlich auch über das Schicksal der einzelnen Nährstoffe in der Pflanze Rechenschaft zu geben. Wahrscheinlich behalten nur wenige Nährstoffe in der Pflanze dieselbe chemische Form, in welcher sie in dieselbe eingetreten sind. Von gewissen in den Zellmembranen sich ablagernden anorganischen Verbindungen könnte etwa solches vermuthet werden. Im Allgemeinen aber unterliegen die Nährstoffe früher oder später nach ihrer Aufnahme in die Pflanze bedeutenden chemischen Veränderungen, indem die elementaren Stoffe, wie Sauerstoff- und Stickstoffgas in Verbindungen eintreten, und die anderen Nährstoffe, wie Wasser, Kohlensäure, Salze, organische Stoffe, die verschiedensten Dissociationen erleiden. Wir können alle diese chemischen Umwandlungen, welche die Nährstoffe erfahren, bis ihre Elemente die neue vegetabilische Verbindungsform, zu deren Herstellung sie in der Pflanze gebraucht werden, angenommen haben, als Assimilation bezeichnen. Es ist also bei den verschiedenen Nahrungselementen auch von ihrer Assimilation zu reden, so z. B. von einer solchen des Wassers, der Kohlensäure, des elementaren Stickstoffs, der Salpetersäure, der Schwefelsäure etc. Die weitere Verfolgung dieser Vorgänge führt uns auch zu der Frage nach der Bedeutung der Nährstoffe, d. h. nach der Rolle, die sie in der lebenden Pflanze spielen, also aus welchem Grunde sie für die Ernährung nothwendig sind. Soweit als unsere Kenntnisse hierüber reichen, soll auch dies im Folgenden bei jedem einzelnen Nährelemente erwähnt werden.

Dass man Landpflanzen auch in Wasser wurzelnd ziehen kann, ist schon seit langer Zeit bekannt, auf die Bedeutung der Wassercultur zur Entscheidung bestimmter Ernährungsfragen ist aber erst von SACHS*), KNOP**) und verschiedenen anderen Forschern hingewiesen worden. Um eine Wassercultur anzustellen, muss man die zu verwendenden Samen zuerst ankeimen lassen unter Verwendung von reinem Wasser.

*) Landwirthsch. Versuchsstationen 1860.

**) Daselbst 1861.

Man kann sich dazu der sogenannten NOBBE'schen Keimapparate bedienen, doch genügen dazu auch bedeckte Schalen mit feuchtem Fließpapier, reinem Sand oder allenfalls Sägespänen. Um die Keimpflanzen soweit heranzuziehen, dass sie sich in der

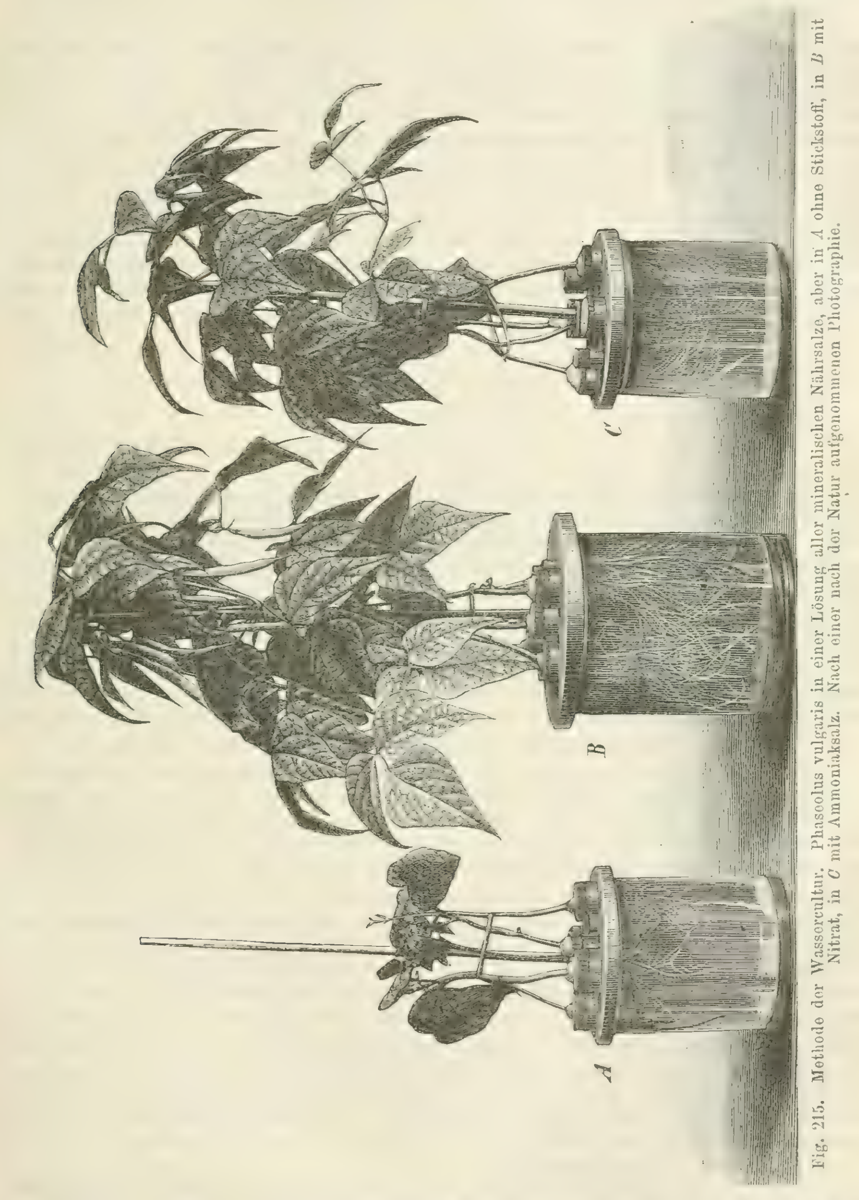


Fig. 215. Methode der Wassercultur. Phaseolus vulgaris in einer Lösung aller mineralischen Nährsalze, aber in *A* ohne Stickstoff, in *B* mit Nitrat, in *C* mit Ammoniaksalz. Nach einer nach der Natur aufgenommenen Photographie.

Wassercultur befestigen lassen, bringt man die keimenden Samen auf Gaze, welche über ein mit reinem Wasser gefülltes Gefäß gespannt ist, so dass die Keimwurzeln durch die Löcher der Gaze hindurch ins Wasser tauchen; hier bleiben die Samen so lange, bis der oberirdische Theil der Keimpflänzchen lang genug ist zur

Uebertragung in die Wassercultur. Zu letzterer benutzt man Glasgefäße, welche mindestens 1 Liter fassen, für größere Pflanzen thut man gut, größere, 3—4 Liter haltende Gefäße zu wählen. Dieselben werden mit einem Korkpfropfen verschlossen, welcher in der Mitte durchlocht und in der Richtung des Loches in zwei Hälften zerschnitten ist, damit das Keimpflänzchen in diesem Korke gefasst werden kann. Es müssen dabei die Wurzeln, nicht aber der Samen in die Nährstofflösung tauchen, mit der man das Wassercultugefäß gefüllt hat. Wenn man größere Gefäße verwendet, so können diese mit einem aus Blech oder Porcellan gefertigten Deckel bedeckt werden, welcher mehrere Oeffnungen enthält, so dass unter Umständen mehrere Pflanzen zugleich eingesetzt werden können (Fig. 215). Die Glasgefäße müssen immer durch Umhüllungen von Blech oder schwarzem Papier vor Licht geschützt werden. Handelt es sich um chemisch genaue Versuche, so muss man vorher das Gewicht der verwendeten Samen feststellen und durch Analyse gleichartiger Samen den Gehalt derselben an den verschiedenen Aschebestandtheilen, die ja mit den Samen in die Cultur eingeführt werden, bestimmen. Auch die Nährstofflösung kann chemisch genau zusammengesetzt werden. Eine taugliche Normalnährstofflösung, also eine solche, in welcher alle nothwendigen Nährsalze vorhanden sind, würde folgende sein:

1 g	$Ca\ (NO_3)_2$	
0,25 „	$K\ Cl$	
0,25 „	$Mg\ S\ O_4$	
0,25 „	$K H_2\ P O_4$	
1,75 g		auf 1000 H_2O

Zu dieser Lösung wird noch ein Tropfen Eisenchloridlösung oder einige Stäubchen Eisenphosphat gegeben, was wegen des geringen Eisenbedarfs der Pflanze genügt. Uebrigens kann die Lösung auch anders zusammengesetzt sein, wenn nur die einzelnen Elemente ungefähr in diesen relativen Mengen gegeben sind. Wichtiger ist der Concentrationsgrad; die vorstehend angegebene Lösung hat einen Salzgehalt von 1,75 pro mille; man kann einen solchen von 1 bis 3 pro mille als den vortheilhaftesten ansehen, denn zu hohe Concentrationen von Nährstofflösungen wirken schädlich. Es ist auch vortheilhaft, die Nährlösung während der Entwickelung der Pflanze einigemale zu erneuern. Zieht man Holzpflanzen in solchen Lösungen, so muss dies mindestens alle Jahre geschehen. Den Verbrauch von Wasser durch die Transpiration der Pflanze ersetzt man einfach durch Zugießen von bloßem Wasser.

Die oben erwähnten Sandculturen sind den Wasserculturen noch vorzuziehen, da den meisten Pflanzen fester Boden mehr zusagt und da hier auch eine höhere Concentration der Nährstofflösung, die man zum Begießen anwendet, nichts schadet. Man wählt dazu Glastöpfe, welche wenigstens 2 Liter fassen, darf dann aber nur eine oder höchstens zwei Pflanzen in jedem Topfe erziehen. Sollen mehrere Pflanzen zugleich ausgesäet werden, so muss man entsprechend größere Vegetationsgefäße benutzen, und so kann man auch nach der von P. Wagner neuerdings befolgten Methode sehr große Gefäße anwenden, in welchen eine größere Anzahl von Samen ausgesäet werden und worin die Pflanzen ähnlich wie auf dem Felde in geschlossenem Bestande wachsen. Es ist vortheilhaft, auf den Boden der Gefäße eine Schicht reiner Kieselsteine zu legen und dann durch eine dünne Watteschicht oder reines Filtrirpapier getrennt den Sand aufzubringen, weil dadurch einem etwaigen Ueberschuss von Wasser genügender Abzug nach unten verschafft wird. Gleich im Anfange beim Anfeuchten des Sandes wird etwa das oben angegebene Quantum von 1,75 Nährsalzgemisch, welches für eine Pflanze ausreicht, in wenig Wasser gelöst dem Sand zugesetzt; später wird nach Bedarf nur mit destillirtem Wasser begossen.

Die Leistung der Pflanze bei der Erwerbung der Nahrung. Wo nur einigermaßen bei den Pflanzen eine Differenzirung verschiedener Organe sich bemerkbar macht, da treten uns auch schon deutliche Ernährungsorgane entgegen, die mehr oder weniger scharf

geschieden sind von den Organen, die der Fortpflanzung dienen; nämlich Wurzeln oder die Wurzeln vertretende Organe, welche in das Substrat eindringen und die dort vorhandenen Nährstoffe in tropfbarflüssiger Form aufnehmen, und bei chlorophyllhaltigen Pflanzen Organe, welche Chlorophyll enthalten und sich dem Lichte darbieten, um gasförmige Nährstoffe aus der Luft, eventuell aus dem Wasser zu absorbiren. Dieser Gegenstand ist von uns schon behandelt worden im physikalischen Theile der Physiologie in den Abschnitten über die Bewegung des Wassers und der Gase in der Pflanze (§ 39 u. 43). Wir haben uns dort überzeugt, dass die Art, wie die Pflanze fremde Stoffe in sich aufnehmen muss, wesentlich verschieden ist von der Nahrungsaufnahme bei den Thieren, dass von einer Aufnahme fester Nahrungsmittel in einen Darmkanal, in welchem dieselben erst verdaut werden, bei den Pflanzen keine Rede sein kann. Dies ist ausgeschlossen wegen der wesentlich anderen Organisation der Pflanze, indem hier das Protoplasma von den Membranen zahlreicher Zellen eingekammert und somit auch der ganze Pflanzenkörper nach außen durch Zellmembranen abgeschlossen ist. Nur Stoffe, welche auf diosmotischem Wege durch Zellmembranen hindurch gehen können, also nur was flüssigen oder gasförmigen Aggregatzustand besitzt, ist geeignet, in die Pflanze einzudringen. Und somit besteht die Erwerbung der Nahrung bei den Pflanzen einerseits in einer Aufnahme von Gasen aus der Luft in die oberirdischen Organe, insbesondere in die Blätter der Landpflanzen, andererseits in einer Aufsaugung von wässerigen Lösungen verschiedener Nährstoffe aus dem Boden oder sonstigen Substraten mittelst der Wurzeln oder analoger Organe, beziehendlich mittelst der im Wasser befindlichen Theile der Wasserpflanzen. Der Mechanismus dieser Vorgänge ist wie gesagt in den angezogenen Kapiteln bereits behandelt worden, so dass hier auf diese verwiesen werden muss.

Nur haben wir jetzt noch einiger besonderer Thätigkeiten zu gedenken, welche die Pflanze bei der Erwerbung ihrer Nahrung ausübt.

Gegenüber den verschiedenen aufnehmbaren Stoffen, welche der Pflanze gleichzeitig dargeboten sind, macht dieselbe ein Wahlvermögen geltend. Es lässt sich dies besonders deutlich nachweisen, wenn man den Pflanzen in Wasserculturen eine Nährstofflösung von bestimmter Zusammensetzung verabreicht; hat die Pflanze einige Zeit darin gestanden, so ist die Zusammensetzung derselben eine andere geworden, mit anderen Worten: die Pflanze hat die dargebotenen Stoffe in anderen relativen Mengenverhältnissen aufgenommen. Dieses gilt zunächst von dem Verhältniss zwischen Wasser und Gelöstem überhaupt. Schon SAUSSURE*) erkannte, dass, wenn man nicht sehr verdünnte Lösungen anwendet, die Pflanze relativ mehr Wasser als feste Bestandtheile aufnimmt, also dass, wie man es auch ausgedrückt hat, die Pflanze die Lösung in eine verdünntere und in eine concentrirtere zerlegt und

*) Recherches chimiques etc. Paris 1804. pag. 248. (Deutsch in OSTWALD's Klassik. d. exakt. Wiss. Nr. 16. pag. 48.).

die erstere aufnimmt, die letztere zurücklässt. Es ist das die einfache Folge des starken Wasserverbrauches, den die Pflanze wegen der Transpiration in den in der Luft befindlichen Theilen hat. Für die meisten Landpflanzen mit lebhafter Verdunstung ist etwa eine Concentration der Nährstofflösung von 1 bis 5 pro mille dem gleichzeitigen relativen Bedürfnisse an Wasser und fester Substanz entsprechend. Je näher man das wahre Verhältniss trifft, um so mehr sieht man die Flüssigkeit in gleichbleibender Concentration von der Pflanze verbraucht werden. Man kann daher das Verhältniss auch umkehren: giebt man der Pflanze eine noch verdünntere Lösung, so werden relativ mehr feste Stoffe aufgenommen, und die zurückbleibende Flüssigkeit verliert noch mehr an Concentration. Das Gleiche geschieht, wenn der Wasserverbrauch der Pflanze, also die Transpiration herabgedrückt wird, daher beim Wachsen in dampfgesättigter Luft und bei den untergetaucht wachsenden Wasserpflanzen. Auf diese Weise kann die Pflanze schließlich einer Nährstofflösung so gut wie alle gelösten Stoffe entziehen. Zweitens tritt das Wahlvermögen der Pflanze hervor auch in dem Verhältniss der gelösten Stoffe unter einander. Auch hier sind die wichtigsten Sätze schon von SAUSSURE und demnächst von TRINCHINETTI*) festgestellt worden. Ersterer zeigte, dass, wenn man von verschiedenen Salzen gleichconcentrirte Lösungen herstellt und die Pflanzen darin wachsen lässt, oder wenn man diese Salze in gleichen Mengen zusammen auflöst und gleichzeitig darbietet, die Pflanze ungleiche Mengen dieser Salze aufnimmt. Der Letztere fand, dass die verschiedenen Pflanzenarten in dieser Beziehung ungleiche Wahl treffen. So nahmen aus einer Lösung von gleichen Theilen Kaliumnitrat und Chlornatrium Mercurialis annua und Chenopodium viride mehr von dem ersteren und wenig von dem letzteren Salze auf, während Satureja und Lycopersicum das Umgekehrte thaten. Ein Ausdruck dieser Regel ist ja auch die bekannte Thatsache, dass die verschiedenartigen Pflanzen, die auf einem und demselben Boden neben einander wachsen, in ihrer Asche eine sehr ungleiche Zusammensetzung zeigen, die bei den einzelnen Pflanzenarten bis zu einem gewissen Grade auf den verschiedensten Bodenarten constant bleibt und somit für die Pflanzenart charakteristisch ist. Es pflegen in der Asche der einzelnen Pflanzenarten ein oder einige Elemente in auffallend großer Menge vorhanden zu sein, zum Beweise, dass die Pflanze immer solche Salze, in denen diese Elemente sich finden, bei der Aufnahme bevorzugt; so giebt es kieselreiche und kieselarme, kalkreiche und kalkarme Pflanzenspecies etc. Allerdings ist bis zu einem gewissen Grade die Zusammensetzung der Pflanzenasche bei derselben Species doch auch von der chemischen Beschaffenheit des Bodens abhängig. So enthalten z. B. nach MALAGUTI und DUROCHER**) in Procenten der Asche

*) Botan. Zeitg. 1845. pag. 111.

**) Ann. des sc. nat. 1858. IV. sér. Bd. IX. pag. 230.

		Kalk	Schwefelsäure	Natron	Kali
Brassica napus	auf Kalkboden	43,60	4,20	5,36	12,34
	auf Thonboden	19,48	7,19	3,00	25,42
Trifolium pratense	auf Kalkboden	43,32	3,05	4,80	9,60
	auf Thonboden	29,72	3,86	1,60	27,20.

Auch dieses Wahlvermögen, welches die einzelnen Pflanzenarten gegenüber den verschiedenen dargebotenen festen Stoffen an den Tag legen, erscheint erklärlich aus dem ungleichen Verbrauche dieser Stoffe in der Pflanze. Wir haben im Kapitel von der Diosmose die physikalische Erklärung für die ungleiche Aufnahme verschiedener Stoffe in die Pflanze gefunden, indem wir feststellten, dass die endosmotische Aufnahme eines Stoffes in die Zelle so lange fortdauern muss, als derselbe aus der Zelle weiter wandert oder in eine andere chemische Form übergeht. Es wird auf diese Weise immer wieder Platz für das fortgehende Spiel der Diosmose gemacht. Sicher werden es verschiedenartige Vorgänge sein, welche auf den Endeffect der ungleichen Anhäufung verschiedener Stoffe in der Pflanze abzielen. Einestheils und hauptsächlich ist es der Bedarf an den wirklichen Ernährungs- oder Baustoffen des Pflanzenkörpers, der eben für jede Pflanze ein fest vorgeschriebener ist. Aber auch die gegenseitige theilweise Vertretung eines Elements durch ein anderes, wie sie aus dem angeführten Beispiele auf verschiedenen Bodenarten zu ersehen, ist aus dem Verbrauche in der Pflanze zu erklären. Man muss nur bedenken, dass die als Nahrungsmittel begehrten Säuren, wie Salpetersäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure, nur in Form von Salzen in die Pflanze gelangen können, und dass nach Abspaltung der Säuren der basische Theil des Salzes, auch wenn er keine Verwerthung in der Pflanze findet, doch in ihr verbleiben muss, weil die Pflanze einer Ausscheidung unbrauchbarer Stoffe unfähig ist. Wenn nun je nach Bodenarten diese Säuren bald mehr an Kalk bald mehr an Kali gebunden sind, so muss selbstverständlich bald mehr Kalk bald mehr Kali in der Pflanze sich ansammeln, wie aus den obigen Zahlen deutlich zu erkennen ist. Ja es ist auch denkbar, dass die Pflanze gewisse noch unaufgeklärte Anziehungen auf gewisse Elemente ausübt, ohne dass dieselben etwa als Nahrungsmittel nothwendig gebraucht würden, und dass sie daher diese Elemente in sich anhäuft, selbst wenn dieselben in überaus verdünnten Lösungen dargeboten sind, wie z. B. die Meerpflanzen das im Meerwasser in geringen Spuren vorhandene Jod so reichlich enthalten, dass man es aus der Asche dieser Pflanzen gewinnen kann.

Neben diesem Wahlvermögen der Pflanzen dürfte auch eine verschiedene Aneignungsfähigkeit für die einzelnen Nährstoffe bestehen. Wenn ein gewisser Nährstoff in einem Boden in geringer Menge vorhanden ist, so scheint die eine Pflanzenart eine größere Fähigkeit zu besitzen, von demselben das erforderliche Quantum aus dem Boden zu sammeln, als eine andere Art, die dann schon Mangel leidet und nur durch künstliche Düngung mit dem betreffenden Nährstoffe versorgt werden kann. Aus

demselben Grunde wird dann selbstverständlich die eine Pflanze einen gegebenen Dünger besser, als eine andere ausnützen. Es liegt nahe, bei dieser ungleichen Aneignungsfähigkeit an das ungleich stark entwickelte Wurzelsystem der einzelnen Pflanzenarten und an die sogleich zu erwähnende Mitwirkung der Transpiration der Pflanzen zu denken; doch möchten wohl auch hier specifische Kräfte der Wurzel selbst mit betheiligt sein, die wir freilich näher noch nicht kennen, und die vielleicht gerade für diejenigen Stoffe am größten sind, welche die Pflanze in größter Menge in ihrem Körper anhäuft, oder nach welchen sie das größte Bedürfniss hat.

Als eine wichtige Hülfe bei der Erwerbung derjenigen Nährstoffe, die nur in wässerigen Lösungen, also aus dem Erdboden gewonnen werden können, ist die Transpiration zu betrachten. Denn dadurch, dass die grünen Blätter das in sie einströmende Wasser in Form von Dampf entweichen lassen, wird es ermöglicht, dass ein neues Quantum von Wasser, worin Nährstoffe gelöst sind, von den Wurzeln her nach den Blättern strömt. So bleiben also, indem das Wasser aus den Blättern verdunstet, die von ihm mitgebrachten Salze des Bodens im Blatte zurück und nehmen hier an den Processen der Assimilation theil. Die Transpiration erscheint hiernach als ein wichtiges Hülfsmittel für die Ernährung. In der That scheint auch eine ungehinderte Verdunstung die Bedingung einer normalen Ernährung für die Landpflanzen zu sein. Pflanzen, die man unter Glasglocken, also in einem mit Wasserdampf constant gesättigten Raume zieht, wo die Transpiration minimal ist, entwickeln sich schwächlich und sind substanzarm und wasserreich. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet dürfte auch die Ausscheidung von Wassertropfen aus den Blättern bei gehinderter Transpiration (§ 41) von Nutzen bei der Ernährung sein, indem dadurch die Wasserströmung durch die Pflanze noch einigermaßen im Gange erhalten wird. Die vorstehenden Betrachtungen legen die Annahme nahe, dass bei allen mit Transpiration begabten Pflanzen die Nährsalze des Bodens mit dem Transpirationsstrome des Wassers in den Gefäßen und Tracheiden des Holzes emporgeführt werden. In der That weiß man, dass der im Holze aufsteigende Saft nicht reines Wasser ist, sondern unter anderem Salze der verschiedensten Art enthält, wenn auch in sehr geringen Mengen. Aber bei der Lebhaftigkeit der Transpiration der meisten Pflanzen genügt es auch, wenn die betreffenden Salze nur in äußerst geringer Menge in dem aufsteigenden Wasser enthalten sind, um während einer Sommerperiode die erforderlichen Nährstoffe den Blättern zuzuführen. Auch hat SACHS*) gezeigt, dass, wenn man eine schwache Lithiumlösung auf die Wurzeln einer Landpflanze gießt, welche zu transpiriren fortfährt, man nach 1—2 Stunden schon in Blättern, die 50—200 cm weit über den Wurzeln sich befinden, das Lithium nachweisen kann. Ein so rascher Transport von Salzmolekülen kann nur mit Hülfe des Transpirationsstromes im Holze geschehen. Außerdem muss aber auch die Möglichkeit von endosmotischen Bewe-

*) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 304.

gungen der Salzmoleküle von Zelle zu Zelle angenommen werden: Die safterfüllten Zellen des Grundgewebes unter sich müssen Wanderungen von Salzen in der Pflanze auf diesem Wege vermitteln. Bei den untergetaucht wachsenden Wasserpflanzen, die keine Transpiration besitzen, ist dies die einzig mögliche Art der Erwerbung und Vertheilung der Nährsalze in der Pflanze. Bei den Landpflanzen wird eine solche Bewegung an jedem Punkte des Transpirationsstromes seitlich nach den Rindenzellen des Stammes hin erfolgen müssen, wobei wahrscheinlich die Markstrahlen hauptsächlich betheiligt sind, desgleichen auch am Endziele des Transpirationsstromes nach den Mesophyllzellen des Blattes. Dass auch ein Transport von Salzmolekülen in der Längsrichtung im Rinden- und Markgewebe von Wurzeln und Stengeln erfolgt, ist nicht ausgeschlossen, da ja organische Verbindungen in diesen Geweben in der bezeichneten Richtung nachweislich in Wanderung begriffen sind. Freilich fehlt es hinsichtlich dieser Fragen noch an genügenden Untersuchungen.

Bei der Erwerbung der Nährstoffe aus dem Erdboden kommen auch noch besondere Kräfte der lebenden Wurzel zur Wirkung. Dass die Wurzel bei der Aufsaugung des Wassers die wasserhaltende Kraft des Erdbodens überwindet, haben wir schon bei der Betrachtung der Wasserbewegung in der Pflanze (§ 39) kennen gelernt. Außerdem sind hier noch folgende Wurzelthätigkeiten zu erwähnen.

Die Wurzel vermag bei der Aufnahme ihrer Nahrung die Absorptionskräfte des Bodens zu überwinden. Der gewöhnliche Vegetationsboden wirkt nämlich auf eine Reihe der wichtigsten Nährsalze ebenso wie Thierkohle auf Lösungen von Farbstoffen und anderen Verbindungen: er hält dieselben durch Absorption fest. Gießt man nämlich eine verdünnte Lösung der betreffenden Salze auf feuchte Ackererde, die sich in einem Trichter befindet, so findet man in der unten ablaufenden Flüssigkeit von jenen Salzen nichts mehr oder nur geringe Spuren. Es werden also die von dem Erdboden absorptiv festgehaltenen Verbindungen auch durch Regenwasser nicht aus dem Boden ausgewaschen. Diese Eigenschaft des Bodens ist für die Erhaltung wichtiger Pflanzennährstoffe von Bedeutung, aber sie würde für die Pflanze nutzlos sein, wenn die Wurzeln nicht mit einer Kraft, welche größer ist als die Absorptionskraft des Bodens, dem letzteren diese Stoffe zu entreißen vermöchte. Besonders groß ist die Absorptionskraft des Bodens gegenüber den Ammoniakverbindungen, den Phosphaten, vielen Kalisalzen und vorzüglich auch gegenüber gewissen organischen Substanzen, besonders den löslichen Bestandtheilen der Jauche, der Kloakenwässer etc. So gut wie gar nicht absorbirt werden und daher sehr leicht aus dem Erdboden auswaschbar sind besonders die salpetersauren und schwefelsauren Salze. Von der Fähigkeit der Pflanzen, ihren ganzen Bedarf an Kali und Phosphorsäure aus dem absorbirten Zustande zu erwerben, giebt uns folgendes Experiment Sachs'*) einen Beweis. Man tränkt Torfstücke, die von Natur so

*) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 314.

gut wie nichts von Kali und Phosphorsäure enthalten, mit einer 1—2-procentigen Lösung von phosphorsaurem Kali und wäscht sie dann solange aus, bis sie keine Spuren dieses Salzes an Wasser abgeben; dann begießt man sie mit einer Lösung der übrigen Stoffe und säet Mais, Weizen, Bohnen oder irgend andere Pflanzen ein. Die letzteren entwickeln sich darin kräftig, während dieselben Pflanzen in dem gleichen Torfboden, dem Kali und Phosphorsäure nicht zugesetzt worden ist, sehr schwächlich bleiben. Bei der Absorption im Boden müssen die betreffenden Stoffe an den Oberflächen der kleinen Bodentheile oder wohl auch durch Imbibitionskräfte in denselben, soweit sie für Lösungen imbibitionsfähig sind, mit großer Gewalt festgehalten werden. Es leuchtet ein, dass bei der Ueberwindung dieser Kräfte hauptsächlich die Wurzelhaare betheiligt sein werden, von denen wir oben gesehen haben, dass sie in die innigste und vielfältigste Berührung und Verwachsung mit den kleinen Bodentheilchen treten. Möglich, dass die Ausscheidung von freien Säuren aus den Wurzelhaaren, die wir sogleich kennen lernen werden, auch hierbei eine Rolle spielt.

Die lebende Wurzel hat auch die Fähigkeit ungelöste feste Körper aufzulösen. Wenn man, wie SACHS*) zuerst zeigte, Wurzeln von Mais u. dergl. sich anlegen lässt auf eine blankpolirte Platte von Marmor oder von Dolomit (kohlensaurer Kalk und kohlensaure Magnesia), oder Magnesit (kohlensaure Magnesia oder Osteolith vorwiegend dreibasisch phosphorsaurer Kalk), indem man die Platten auf den Boden des mit Erde gefüllten Culturgefäßes legt, so erscheint die Gesteinsplatte nach einiger Zeit an den Stellen, wo Wurzeln und Wurzelhaare sie berührten, wie geätzt durch feine, dem Wurzellaufe genau folgende Corrosionsbilder. Die Erklärung dafür ergiebt sich aus der nachweisbaren Thatsache, dass die Wandung der Wurzelhaare von einer sauren Flüssigkeit durchtränkt ist, welche aus derselben nach außen diffundirt; man kann sich von der Anwesenheit der letzteren auch überzeugen an dem Rothwerden von blauem Lakmuspapier, wenn Wurzeln zwischen solchem wachsen. Es ist eine nicht flüchtige, wahrscheinlich organische Säure, welche von den Wurzelhaaren ausgeschieden wird und durch welche also unlösliche Mineralien von der Pflanze selbst aufgeschlossen und dadurch aufnehmbar, nämlich in Wasser löslich gemacht werden. Ebenso hat MOLISCH**) beobachtet, dass Elfenbeinplatten durch Wurzeln corrodirt werden und dass die Wurzelhaare ein Secret ausscheiden, welches z. B. Rohrzucker invertirt und schwach diastatisch wirkt, also auch organische Stoffe anzugreifen vermag. Das einzelne Wurzelhaar leistet natürlich wegen seiner Kleinheit sehr wenig, aber da die Pflanze über Millionen von Wurzelhaaren verfügt in dem ganzen Bereiche ihrer Bewurzelung und auch stetig neue Wurzelhaare an neuen Bodenstellen erzeugt, wie wir oben gesehen haben, so ist die Gesammtwirkung eine ansehnliche und die Bearbeitung des

*) Botan. Zeitg. 1860. pag. 118 und Experimentalphysiologie pag. 188.

**) Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien 1887.

Bodens durch die Pflanze jedenfalls eine sehr vielfältige. Man darf nach dem Gesagten erwarten, dass die verschiedensten unlöslichen mineralischen Bestandtheile des Bodens oder solche in Form von Dünger in den Boden gebrachte Stoffe von den Wurzeln der Pflanze aufgeschlossen und also für die Ernährung verwerthbar gemacht werden. Auch liegt die Annahme nahe und ist durch Untersuchungen, die jüngst in meinem Institute angestellt worden sind, bestätigt worden, dass Wurzeln und Wurzelhaare Humusbestandtheile, also Ueberreste von Geweben vegetabilischer Körper aufzulösen und zu durchbohren im Stande sind. Auch bei niederen Pflanzen tritt diese Einwirkung auf ihre Unterlage vielfach hervor. So bei Flechten und Moosen, die sich auf freien Oberflächen von Felsblöcken ansiedeln und durch die Thätigkeit ihrer Wurzelhaare die feste Gesteinsoberfläche nach und nach in eine krümelige lockere Substanz verwandeln, und dadurch allmählich eine Unterlage herstellen, in welcher dann auch größere Pflanzen wurzeln können. Besonders groß ist die auflösende Wirkung dem Substrat gegenüber bei den Pilzen, deren Myceliumfäden z. B. die festen Zellmembranen des Holzes nach allen Richtungen durchbohren, Stärkemehlkörner zerfressen, sowie die festen Ueberreste von Pflanzentheilen im Humus zertrümmern. Hierher gehört auch die Erscheinung, dass die Haustorien der phanerogamen Schmarotzerpflanzen und die Mycelfäden der parasitischen Pilze durch Zellmembranen und Gewebe lebender Pflanzen oder durch Hartgebilde des thierischen Körpers eindringen, was wir im Näheren bei der parasitischen Ernährung der Pflanzen betrachten werden.

Noch größere Anklänge an die den Thieren eigene Art der Nahrungserwerbung finden wir bei den sogenannten insektenfressenden Pflanzen, wo durch Ausscheidung besonderer verdauender Secrete in eigenthümlichen als Insektenfallen fungirenden Organen gefangene Insekten oder andere animalische Stoffe gelöst und aufgesogen, also verdaut werden.

Auch die bereits in großer Zahl bekannten pilzeverdauenden Pflanzen, auf die ich oben aufmerksam gemacht habe, schließen sich hier an, insofern die endotrophen Mykorhizen der humusbewohnenden Pflanzen und die Pilzkammern der Leguminosen, Erlen etc. pilzeverdauende Organe sind, wie ich in § 35 auseinandergesetzt habe.

Endlich ist als ein besonderer Modus der Nahrungserwerbung das Verhältniss zu nennen, wo die Pflanze dieses Geschäft durch einen fremden Organismus besorgen lässt, der wie eine Amme ihre Ernährung übernimmt. Ich habe dieses Verhältniss in den ectotrophen Mykorhizen nachgewiesen, die an Stelle gewöhnlicher Wurzeln die ganze Ernährung der Waldbäume der Familien Cupuliferen, Coniferen etc. aus dem Waldboden vermitteln, wovon in § 35 bereits das Wichtigste erwähnt worden ist. Diese Pflanzen treten also hinsichtlich ihrer Ernährung in einen scharfen Gegensatz zu den übrigen, welche, wie man es bisher für alle Pflanzen zutreffend hielt, ihre Nahrung selbständig sich erwerben. Es ist nöthig, diesen principiellen Unterschied in der Ernährung sich klar zu machen; wir wollen daher alle ihre Nahrung selbständig erwerbenden

Pflanzen als autotrophe, diejenigen, welche sich mit Hülfe von Pilzen ernähren, als heterotrophe bezeichnen.

Wir sehen aus diesen Betrachtungen, dass die Ernährung der Pflanzen sich unter viel mannigfaltigeren und unerwarteteren Formen vollzieht, als man nach der gewohnten Anschauung noch bis in die jüngste Zeit annahm.

Die im vorstehenden Paragraphen erwähnten Thatsachen bilden zugleich die naturwissenschaftliche Grundlage der Düngerlehre, soweit dieselbe auf Pflanzenphysiologie beruht, wozu dann noch die über einzelne Nährstoffe unten erörterten Thatsachen hinzukommen. Es ist daraus zu entnehmen, von wie vielerlei Umständen das Düngerbedürfniss einer Pflanzenart abhängig ist. Denn nicht blos der Stoffgehalt des Bodens und die chemische Form, in welcher die einzelnen Nährstoffe in demselben vorhanden sind, spielt dabei eine Rolle; sondern auch eine Menge Thätigkeiten und Eigenschaften der Pflanze selbst wollen dabei berücksichtigt sein. Wir erinnern nur nochmals an das verschiedene Nährstoffbedürfniss der einzelnen Pflanzenarten, an ihr verschiedenes Wahlvermögen, ferner an die ungleiche Aneignungsfähigkeit und an die Factoren, welche muthmaßlich auf die letztere Einfluss haben, auch an die Mitwirkung von Pilzen bei der Nahrungsaufnahme, ferner an die zeitliche Regulirung der Nahrungsaufnahme, also besonders an die Fragen, in welcher Entwickelungsperiode die Nahrungsaufnahme hauptsächlich stattfindet, ob ihre Zeit eine kurze oder eine lange ist, wovon wieder abhängen wird, ob die Pflanze eine größere oder geringere Menge des betreffenden Düngemittels zugeführt erhalten muss, nicht minder endlich an die möglichen Zersetzungen und Verluste, welche gewisse Düngemittel im Boden erleiden können, bevor sie von der Pflanze erworben worden sind. Es ist klar, dass an eine wissenschaftliche Theorie der Düngerlehre so lange noch nicht gedacht werden kann, als ihre hier erwähnten physiologischen Grundlagen selbst noch ungenügend bekannt sind, und dass die Düngerlehre deshalb bisher in der Hauptsache nur den empirischen Gang des Probirens gehen konnte.

5. Kapitel.

Die Erwerbung des Kohlenstoffes.

§ 72. Der Kohlenstoff macht etwa die Hälfte der Trockensubstanz der Pflanzen aus und ist ein in allen organischen Verbindungen der Pflanzensubstanz vertretenes Element. Die Frage, woher ihn die Pflanze bezieht, ist daher eine der wichtigsten in der Ernährungslehre. Nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen ist diese Frage dahin zu beantworten, dass es verschiedenartige chemische Verbindungen giebt, welche der Pflanze Kohlenstoff liefern können, dass also die Quellen, aus denen die Pflanzen dieses Element gewinnen, und die Art, wie sie es erwerben, keine einheitlichen im Pflanzenreiche sind. Die wichtigste Quelle des Kohlenstoffes für die Pflanzen ist die Kohlensäure, die in der atmosphärischen Luft vorhanden und in den natürlichen Gewässern enthalten ist; denn sie kann jedenfalls von allen mit Chlorophyll versehenen Pflanzen in ausgiebigem Grade zur Nahrung verwendet werden. Zweitens können aber auch zahlreiche organische Kohlenstoffverbindungen diesen Zweck erfüllen, und diese oder wenigstens gewisse derselben dürften in noch ausgedehnterem Umfange, als es mit der Kohlensäure der Fall ist, als Kohlenstoff-

quellen der Pflanzen zu gelten haben, denn einestheils sind sie gerade für die chlorophylllosen Pflanzen, für die im Allgemeinen die Kohlensäure keinen Nährwerth hat, die eigentlichen kohlenstoffliefernden Nahrungsmittel, und andererseits können manche derselben nachweislich auch den grünen Pflanzen neben Kohlensäure als Kohlenstoffquelle dienen. Dies gilt erstens von einer ganzen Reihe *stickstofffreier organischer Verbindungen*; so von vielen Kohlenhydraten, wie den Zuckerarten etc., sowie von organischen Säuren. Aus solchen Verbindungen beziehen sicher die chlorophyllfreien Pflanzen, also vornehmlich die Pilze ihren Kohlenstoff, mögen sie nun als Fäulnissbewohner aus lebloser Unterlage oder als Parasiten aus lebenden Pflanzen ihre Nahrung schöpfen. Bezüglich der grünen Pflanzen ist die Frage, ob organische Verbindungen der genannten Art ihnen Kohlenstoff liefern können, nicht hinreichend geprüft, jedoch auch weniger von Belang, da diesen Pflanzen derartige Verbindungen an ihren natürlichen Standorten kaum geboten werden. Zweitens aber sind gewisse *stickstoffhaltige organische Substanzen*, weil sie der Pflanze nachweislich Stickstoff liefern, wie wir unten sehen werden, deshalb zugleich auch Kohlenstoffquellen, denn es ist kaum anders denkbar, als dass bei der Assimilation derselben nicht bloß der Stickstoff, sondern auch die anderen in diesen Verbindungen enthaltenen Elemente der Pflanze zu gute kommen. Die betreffenden stickstoffhaltigen organischen Verbindungen sind nicht bloß Nahrungsmittel für chlorophyllfreie Pflanzen, insbesondere für Pilze, die ihre ganze organische Körpersubstanz erzeugen können, wenn ihnen als einziges kohlen- und stickstoffhaltiges Nahrungsmittel z. B. Harnstoff oder ein Amid, Peptone oder Eiweißstoffe geboten sind, sondern sie werden auch von höheren und chlorophyllhaltigen Pflanzen assimilirt, denn es wird bei der Ernährung mit Stickstoff nachgewiesen werden, dass Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Glykokoll, Kreatin, Guanin, also die im animalischen Dung enthaltenen organischen Verbindungen von den höheren grünen Gewächsen als Nahrungsmittel benutzt werden können. Die insektenfressenden Pflanzen, welche animalische Eiweißstoffe als Nahrung verarbeiten, gewinnen damit neben Stickstoff auch Kohlenstoff. Hier würde auch der für die Pflanzenernährung wichtigen *Humuskörper* zu gedenken sein, insofern der Humus ein allerdings in sehr wechselnden Mengen vorhandener Bestandtheil eines jeden natürlichen Vegetationsbodens ist. Der Humus ist eine chemisch schwer zu charakterisirende Substanz, bei welcher es der Pflanze nicht bloß auf den Kohlenstoff, sondern auch auf den Stickstoff, der hier wohl mit in organischer Form vorhanden ist, ankommen dürfte. Bezüglich der humusbewohnenden Pilze kann es keinem Zweifel unterliegen, dass ihnen die Humuskörper den nöthigen Kohlenstoff zur Ernährung liefern müssen, auch wenn gleichzeitig Humusstickstoff gewonnen wird. Für die heterotrophen Phanerogamen, die sich in ihren Mykorhizen durch die nämlichen humusassimilirenden Pilze ernähren lassen, muss der Humus dieselbe Bedeutung haben. Auch von verschiedenen autotrophen Phanerogamen, die besonders auf Humusböden gedeihen, ist es erwiesen, dass sie Humusstoffe

aufnehmen, nur fehlt noch Klarheit darüber, ob und inwieweit hierbei der Kohlenstoff oder der Stickstoff des Humus das Nährkräftige ist.

Zur vollständigen Aufklärung der Nahrungsbedürfnisse der Pflanzen ist es aber auch wünschenswerth zu wissen, welchen Nährwerth diese verschiedenen Kohlenstoffverbindungen für die einzelnen Pflanzen haben, insbesondere inwieweit die Erwerbung eines jeden dieser Stoffe bei der Ernährung obligatorisch oder nur facultativ ist. Für die Mehrzahl der autotrophen chlorophyllhaltigen Pflanzen ist jedenfalls die Kohlensäure obligatorisches Nahrungsmittel und kann allein den ganzen Kohlenstoffbedarf liefern; organische Verbindungen werden nur facultativ aufgenommen, können also vollständig fehlen, wiewohl gleichzeitige Ernährung mit Humus bei vielen vortheilhaft wirkt. Ebenso ist für die insektenfressenden grünen Pflanzen die thierische Nahrung nur facultativ, aber vortheilhaft. Doch dürften manche typische humusbewohnende Chlorophyllpflanzen, insbesondere die mit Mykorhizen versehenen heterotrophen Gewächse nothwendig auf die Miternährung aus Humus angewiesen sein. Den chlorophyllfreien Pflanzen ist dagegen umgekehrt die Ernährung mit organischen Kohlenstoffverbindungen obligatorisch, Kohlensäure nicht einmal facultativ ein Nahrungsmittel, wiewohl jüngst Beobachtungen gemacht worden sind, nach denen auch gewisse Pilze trotz Fehlens des Chlorophylls Kohlensäure assimiliren können. Die hier bezeichneten Fragen sind also zum Theil noch unvollständig gelöst. In den folgenden Paragraphen sollen dieselben am betreffenden Orte näher beleuchtet werden.

Im Vorstehenden habe ich den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse und die bezügliche Fragestellung in Kürze präcisirt. Die Geschichte unserer Wissenschaft hat auf diesem Gebiete manche Wandlungen zu verzeichnen. Bis zum Anfange dieses Jahrhunderts hielt man den Erdboden als die ausschließliche Nahrungsquelle der Pflanzenwelt und meinte, dass die Pflanze sich hauptsächlich aus Humus und Moder, aus den festen Ueberresten der zu Grunde gegangenen Lebewelt, wieder aufbaue. Diese Ansicht hing natürlich mit der mangelhaften Kenntniss der Elementarstoffe der Körperwelt, der Luft und des Wassers zusammen. Durch die Versuche SAUSSURE's*) wurde Anfangs dieses Jahrhunderts festgestellt, dass grüne Pflanzen aus der Luft Kohlensäure aufnehmen und daraus organische Nährstoffe bilden. SAUSSURE hatte in vorsichtiger Weise noch die Meinung vertreten, dass neben der Kohlensäure der Luft auch der Humus des Erdbodens den Pflanzen Kohlenstoff liefere. Ja in der Landwirthschaft wurde durch THAER's Lehre**) trotz der SAUSSURE'schen Entdeckungen noch eine Zeitlang die sogenannte Humustheorie verfochten, wonach der Humus das hauptsächlichste Pflanzennahrungsmittel darstelle. Allein der Nachweis, dass die Kohlensäure den Pflanzen Kohlenstoff liefert, machte seine Wirkung sehr bald geltend in der LIEBIG'schen Theorie***), welche umgekehrt die letzten Zersetzungsproducte der organischen Materie, die bereits anorganische Form angenommen haben, nämlich Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Salpetersäure, als die eigentlichen Nahrungsmittel der Pflanzen ansah und den organischen Stoffen, besonders dem Humus allen Nährwerth absprach und nur insofern eine Bedeutung für die Pflanzenernährung zugestand, als dieselben bei ihrer Zersetzung in jene

*) Recherches chimiques etc. Paris 1804 und Annal. d. Chemie u. Pharmacie. 1842. pag. 275.

**) Rationelle Landwirthschaft. Berlin 1809—12.

***) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur etc. 1842.

anorganischen Verbindungen übergehen. Auch die Pflanzenphysiologen neigten mehr oder weniger entschieden zu der LIEBIG'schen Theorie, zumal seitdem es ihnen mittelst der oben erwähnten Wasser- und Sandculturen gelungen war, grüne Pflanzen ohne jede organische Verbindung, lediglich aus anorganischen Salzen in kohlensäurehaltiger Luft zu ernähren. Die LIEBIG'sche Theorie beruht auf dem Fehlschlusse, dass die Pflanzen, weil sie nachweislich aus anorganischen Verbindungen, wenn ihnen nur solche geboten sind, ihre kohlen- und stickstoffhaltigen Bestandtheile erzeugen können, auch aus solchen allein sich ernähren müssen, selbst wenn ihnen organische Verbindungen zur Verfügung stehen. Die neuere Zeit hat uns, ausgehend von der Erkenntniss, dass die chlorophylllosen Pflanzen den Kohlenstoff nur in organischer Form aufnehmen können, auch gelehrt, dass solche Nahrungsquellen auch der grünen Pflanzenwelt in den verschiedenen soeben angedeuteten, neuerdings entdeckten Ernährungsweisen vielfach offen stehen, wenigstens facultativ, zum Theil sogar wohl obligatorisch. Die LIEBIG'sche Theorie ist als eine durchaus einseitige gefallen; aber auch die THAER'sche Humustheorie ist, wenn sie jetzt auch wieder zum Theil in ihr Recht eingesetzt worden ist, als nach der anderen Richtung einseitig, nicht als eine allgemein gültige zu betrachten.

A. Die Ernährung mit Kohlensäure.

§ 73. Die Atmosphäre enthält an allen Punkten unserer Erdoberfläche gasförmige Kohlensäure; freilich kommen nur etwa 0,04 bis 0,06 Procent davon auf dieses Gas, aber in der ungeheuren Luftmasse, welche den Erdball umgiebt, stellt dies schon einen ansehnlichen Vorrath dar, welcher sich ja durch verschiedene Processe in dem Maße immer wieder erneuert, als die Pflanzenwelt davon consumirt, indem durch die Respiration der Thier- und Pflanzenwelt, und durch die verschiedenen Verbrennungsprocesse, die beständig an der Erdoberfläche vor sich gehen, immer neue Kohlensäure in die Luft übergeht. Auch in allen Gewässern der Erde ist dieses Gas aufgelöst und ebenso im Erdboden selbst, wegen der darin stattfindenden Oxydation organischer Substanzen. Kohlensäure steht also thatsächlich allen Landpflanzen und allen Wasserpflanzen zur Verfügung, jenen hauptsächlich in der Luft, aus welcher die Blätter dieses Gas nach der in § 43 erörterten Art und Weise aufnehmen, diesen in dem Wasser, welches diosmotisch in die Zellen der untergetauchten Organe eindringt.

Sämmtliche Pflanzen, soweit sie mit Chlorophyll ausgestattet sind, also von den niedrigsten im Wasser lebenden Algen an bis zu den vollkommensten Phanerogamen, besitzen die Fähigkeit, aus Kohlensäure kohlenstoffhaltige Verbindungen zu erzeugen, indem sie dazu gleichzeitig auch Wasser verbrauchen. Kohlensäure und Wasser sind für sie Nahrungsmittel, welche sie zu assimiliren vermögen, d. h. zu organischen Verbindungen verarbeiten. Kohlensäure (CO_2) und Wasser (H_2O) liefern die drei Elemente C, H, O, welche zur Constituirung der organischen Stoffe der Pflanze gebraucht werden. Dieser Satz ist einer der fundamentalsten und zugleich bestbegründeten in der Ernährungslehre der Pflanzen. Wir haben für ihn folgende drei Beweise:

Wenn man eine chlorophyllbildende Pflanze von ihrer Keimung an cultivirt nach der oben beschriebenen Methode der Wasser- oder Sand-

cultur, wo ihren Wurzeln nur die oben erwähnten anorganischen Nährsalze geboten werden, in denen kein Kohlenstoff vorhanden ist, wo also keine andere Kohlenstoffquelle als einzig die Kohlensäure der Luft zur Verfügung steht, so kommt sie, vorausgesetzt dass die übrigen Wachsthumsbedingungen günstig sind, zu normaler Entwickelung und reichlicher Samenproduction (vergl. Fig. 215 S. 519); und dabei erweist sich das Kohlenstoffquantum in der Ernte um das Vielfache größer als dasjenige des ausgesäeten Samens. Zu diesen Versuchen kann man allerhand Phanerogamen, wie Getreide, Buchweizen, Leguminosen, sogar Holzpflanzen, die sich viele Jahre lang so entwickeln, benutzen. Gleichen Erfolg ergeben auch Wasserpflanzen, sowie niedere im Wasser oder auf feuchtem Boden lebende Algen.

Jeder Erdboden, welcher längere Zeit eine Vegetation trägt, bereichert sich an Humus, also an Kohlenstoffverbindungen, welche von den Ueberresten der Pflanzen, die auf ihm wuchsen, herrühren. Die Erdkrume, mag sie durch Verwitterung mineralischer Unterlage oder durch Anschwemmung entstanden sein, enthält ursprünglich keine organischen Bestandtheile, sie erhält ihren Humus überhaupt erst aus Pflanzenresten, nachdem sich auf ihm eine Vegetation angesiedelt hat. Der Humusgehalt des Bodens nimmt mit der Zeit immer mehr zu, je länger seine Oberfläche mit Vegetation bedeckt ist. Auch die reichen Humus- und Kohlenstoffansammlungen, welchen wir im Torf und in den Kohlenlagern begegnen, sind aus pflanzlichen Körpern entstanden. Unsere Culturböden bereichern sich sogar dann an Humus, wenn die Hauptmasse der daselbst gewachsenen Pflanzen abgeerntet wird und nur die Wurzeln und Stoppeln zur Humusbildung zurückbleiben. Diese Bereicherung des Bodens an Humus wäre undenkbar, wenn die Pflanzen denselben immer wieder ganz zur Nahrung haben müssten und nicht aus der Kohlensäure der Luft selbst das Material schüfen, aus welchem der Humus erst entsteht.

Der dritte und directe Beweis für die Assimilation der Kohlensäure liegt in dem experimentellen Nachweis, dass, wenn grüne Pflanzen oder Pflanzentheile in ein Gefäß mit gewöhnlicher Luft eingeschlossen oder in einen Luftstrom von bekanntem Kohlensäuregehalte gebracht werden und das Ganze dem Lichte, welches eine der ersten Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation ist, ausgesetzt wird, diese Luft Kohlensäure verliert, dafür aber an Sauerstoff reicher wird. Man kann das Verschwinden der Kohlensäure aus solcher Luft dadurch nachweisen, dass man die letztere mit Barytwasser prüft, wobei das Vorhandensein von Kohlensäure durch den entstehenden Niederschlag von kohlensaurem Baryt angezeigt wird, mit Hülfe dessen auch der Kohlensäuregehalt einer Luft bestimmt werden kann. Boussingault brachte einen mit 20 Blättern besetzten Weinrebenzweig in einen Glasballon, der von der Sonne beschienen wurde, und leitete Luft durch denselben; diese enthielt beim Eintritte 0,04 bis 0,045, beim Austritte nur noch 0,01 bis 0,02 Kohlensäure: aus den 15 Liter Luft, welche pro Stunde passirten, nahm der Zweig also 45 bis 30 ccm Kohlensäure. Die gleichzeitige Ausscheidung von Sauerstoff aus der Pflanze

lässt sich sichtbar machen (Fig. 216), indem man grüne Blätter luftdicht in ein Glasgefäß einschließt, durch welches man ein künstlich hergestelltes

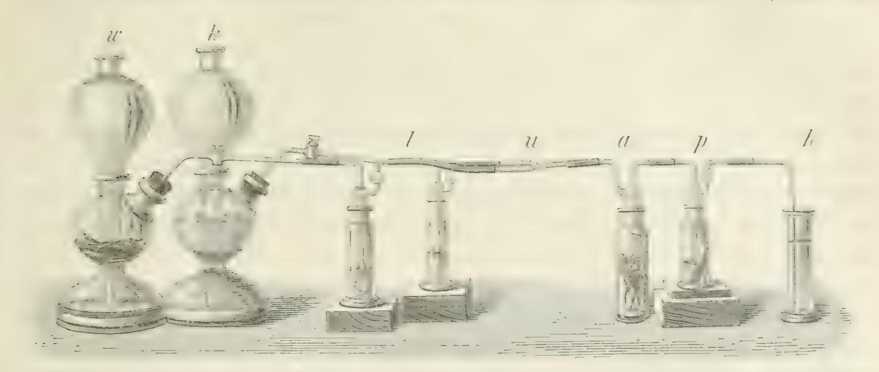


Fig. 216. Apparat zur Nachweisung der Sauerstoffausscheidung grüner Pflanzentheile; die letzteren befinden sich in dem Gefäße *a*; *w* und *k* sind die Gasentwickelungsflaschen für Wasserstoff und Kohlensäure, die in den Gefäßen *l* gewaschen werden und dann durch die U-röhre *u* nach *a* eintreten; *p* ist das mit der Phosphorstange versehene Gefäß, dessen Austrittsröhre bei *h* in Wasser taucht. Weitere Erklärung im Texte.

völlig sauerstofffreies Luftgemisch, z. B. aus Wasserstoff und Kohlensäure leitet; lässt man diese Luft nach Austritt aus dem die Blätter enthaltenden Gefäß in ein anderes Gefäß eintreten, in welchem eine Phosphorstange sich befindet, so kann man hier schon geringe Sauerstoffmengen daran erkennen, dass der Phosphor die bekannten Nebel entwickelt. Solange das Gefäß mit den Blättern dunkel gehalten wird, kommt die Luft sauerstofffrei daraus hervor, der Phosphor raucht nicht; sobald man aber Licht darauf fallen lässt, wodurch die Assimilation in Gang kommt, tritt die Sauerstoffreaction sehr schnell ein. In sehr einfacher Weise kann man die Sauerstoffausscheidung demonstriren, wenn man grüne Wasserpflanzen oder auch andere grüne Pflanzentheile unter Wasser hält und ins Sonnenlicht stellt (Fig. 217); die Pflanzen scheiden dann immerfort Gasblasen ab, welche besonders aus frisch gemachten Schnittflächen des Pflanzentheiles entweichen. Wenn diese Luft aufgefangen und geprüft wird, so erweist sie sich als mehr oder weniger reines Sauerstoffgas, dessen relative Menge natürlich von der jeweiligen Energie der Assimilation abhängt und dem immer ein wenig Stickstoffgas beigemengt ist; das letztere ist in der von der Pflanze

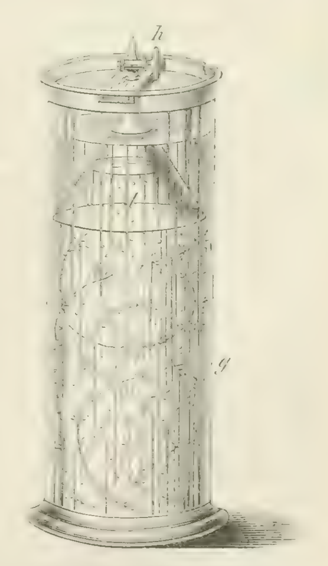


Fig. 217. Vorrichtung, um das unter Wasser von Wasserpflanzen ausgeschiedene Gas aufzufangen, indem die Gasblasen in dem anfangs ganz mit Wasser gefüllten Trichter *t* gesammelt werden. Das nach dem Oeffnen des Hahnes *h* ausströmende Gas lässt sich an dem Aufflammen eines glimmenden Hölzchens als Sauerstoff erkennen. Nach PFEFFER.

absorbirten Luft mit enthalten gewesen und unverarbeitet wieder abgegeben worden. Mikroskopisch kann man die Ausscheidung von Sauerstoff aus in Wasser liegenden Zellen nach ENGELMANN's Methode mit Hülfe von Bakterien nachweisen, welche man dem Präparate zusetzt und welche sich hier an solchen Zellen ansammeln, welche Sauerstoff ausscheiden. Der ausgeschiedene Sauerstoff muss also aus Kohlensäure oder Wasser stammen, welches die Pflanze aufgenommen hat, und muss bei der Assimilation dieser Stoffe abgespalten worden sein. Mit der Aufnahme von Kohlensäure in die Pflanze ist also immer Abgabe von Sauerstoff unzertrennlich verbunden; die letztere kann also als Zeichen und als Maßstab für die erstere gelten.

Durch den Umstand, dass die grüne Pflanzenwelt Kohlensäure verbraucht und Sauerstoff erzeugt, tritt sie in einen Gegensatz zu allen chlorophylllosen Lebewesen, also vor allem zur Thierwelt und zu den relativ wenigen nicht grünen Pflanzen, welche umgekehrt beständig Sauerstoff verbrauchen und Kohlensäure ausathmen. In diesem Antagonismus liefern sich die chlorophyllbegabten und die chlorophylllosen Lebewesen auf unserer Erde gegenseitig ihre Bedürfnisse, sodass beide nicht ohne einander auf die Dauer existenzfähig sein würden, indem sie dafür sorgen, dass das Verhältniss zwischen Sauerstoff und Kohlensäure in der Luft beständig dasselbe bleibt.

Schon der Entdecker des Sauerstoffes, PRISTLEY, fand, dass dieses Gas auch von grünen Pflanzen ausgeschieden wird. INGENHOUSZ hat dann 1779 nachgewiesen, dass dieses nur im Lichte der Fall ist. Dass nun aber dieser Sauerstoff aus der Zersetzung von Kohlensäure stammt, welche die Pflanzen aufnehmen, um daraus den Kohlenstoff zu ihrer Ernährung zu gewinnen, ist 1782 durch SENEBIER und ganz besonders durch die klassischen Versuche SAUSSURE's 1804 festgestellt worden.

Für die Landpflanzen ist das in der Luft vorhandene Kohlensäuregas die Hauptquelle. Die im Erdboden vorkommenden kohlensauren Salze und die in der Bodenfeuchtigkeit aufgelöste Kohlensäure können zwar in kleinen Mengen den Blättern von den Wurzeln aus zugeleitet werden, genügen aber zur Ernährung der Pflanze nicht, wie Versuche CAILLETET's und MOLL's gezeigt haben, bei denen in kohlensäurehaltiger Erde wurzelnde Pflanzen mit ihren Blättern in einer kohlensäurefreien Luft sich befanden. Die Wasserpflanzen können nicht nur das im Wasser enthaltene Kohlensäuregas aufnehmen, sondern auch diejenige Kohlensäure verwenden, welche in den im Wasser aufgelösten kohlensauren Salzen enthalten ist. Damit hängt es auch zusammen, dass Wasserpflanzen, welche in einem Wasser sich befinden, worin doppeltkohlensaurer Kalk gelöst ist, durch den ausfallenden einfach kohlensauren Kalk mit Kalkinkrustationen bedeckt werden.

Die Kohlensäure kann aber für die Pflanzen durch keine andere verwandte Verbindung ersetzt werden, insbesondere, wie schon SAUSSURE und BOUSSINGAULT nachgewiesen, weder durch Kohlenoxydgas noch durch Kohlenwasserstoff; diese Verbindungen werden von den grünen Pflanzen auch im Lichte nicht zersetzt, und letztere gewinnen daraus keinen Kohlenstoff.

§ 74. Die Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation. Für die nähere Kenntniss des Vorganges, wie in der Pflanze aus Kohlensäure und aus Wasser organische Verbindungen erzeugt werden, ist es von Wichtigkeit zu wissen, dass dieser Process von einer Reihe inner- und außerhalb der Pflanze liegender Bedingungen abhängig ist. Wir

werden uns daher durch die Kenntniss dieser letzteren zugleich auch über den Vorgang selbst nach Möglichkeit Aufklärung verschaffen können.

I. Das lebende Protoplasma und das Chlorophyll. Die Fähigkeit Kohlensäure zu assimiliren ist an die Gegenwart von Chlorophyll gebunden. Soweit als das Chlorophyll in der belebten Welt verbreitet ist, soweit ist auch Kohlensäure-Assimilation zu beobachten, und wo jenes nicht vorhanden ist, fehlt auch diese. Schon Ingenhousz, Senebier und Saussure fanden, dass alle nicht grün gefärbten Pflanzentheile, wie Wurzeln, Blumenblätter etc., keine Kohlensäure zersetzen, während bei Gegenwart von Chlorophyll überall diese Erscheinung beobachtet werden kann. Auch diejenigen Pflanzentheile, die zwar eine andere als grüne Farbe haben, aber Chlorophyll enthalten, zersetzen Kohlensäure. Dies ist schon von denselben Forschern, sowie von Corenwinder an den rothgefärbten Laubblättern, wie z. B. bei Atriplex hortensis, constatirt worden, wo das im Mesophyll wie gewöhnlich vorhandene Chlorophyll durch rothe Zellsäfte der Blattgewebe äußerlich verdeckt wird. Cloez zeigte auch, dass von bunten Blättern von Amaranthus tricolor nur solche abgetrennte Stücke, welche die grünen Stellen enthalten, im Sonnenlichte Sauerstoff ausscheiden. Ebenso ist schon seit langer Zeit festgestellt, dass diejenigen Algen, welche neben dem Chlorophyll noch andere Farbstoffe besitzen und daher keine grüne Farbe haben, wie namentlich die Fucoideen und Florideen, im Lichte Kohlensäure zersetzen. Mit solchen niederen Thieren, wo ein mit dem pflanzlichen Chlorophyll identischer grüner Farbstoff vorkommt, sind zwar genügende Untersuchungen noch nicht angestellt worden, doch will man auch hier diesen Vorgang constatirt haben. Dagegen verleihen andere Farbstoffe als das Chlorophyll der Pflanze diese Kraft nicht, wie z. B. die Blumenblätter oder die Pilze beweisen, welche verschiedenartige Farbstoffe, jedoch kein Chlorophyll besitzen, aber auch keine Kohlensäure zersetzen. Ebensowenig sind solche Pflanzentheile der Kohlensäure-Assimilation fähig, welche im normalen Zustand mit Chlorophyll versehen, aber an der Bildung desselben gehindert sind, wie die im Dunkeln erzogenen etiolirten Pflanzen, von denen dies Senebier, Saussure und Boussingault nachwiesen, und wie die in Folge von Eisenmangel chlorophylllos bleibenden, von denen es Pfeffer constatirt hat. Es kann also selbst der dem Chlorophyll naheverwandte gelbe Farbstoff, das Etiolin, welches in den etiolirten Pflanzen an Stelle von Chlorophyll die Farbstoffkörper tingirt, nicht die Rolle des Chlorophylls ersetzen, sondern es muss dieser Farbstoff durch Einwirkung des Lichtes sich in Chlorophyll umgewandelt haben.

Wie das Chlorophyll in der Zelle auftritt, haben wir in der Zellenlehre näher kennen gelernt. Es wurde dort gezeigt, dass dieser durch Alkohol und andere Lösungsmittel ausziehbare Farbstoff, der eine organische Verbindung von chemisch noch nicht ganz genau bekannter Natur darstellt, ausnahmslos an das Protoplasma gebunden ist, sei es, dass er dasselbe gleichmäßig tingirt, sei es dass er, was der gewöhnlichste Fall ist, auf besondere aus protoplasmatischer Substanz bestehende Träger.

die sogenannten Chlorophyllkörper, meist Chlorophyllscheiben, beschränkt ist, welche in dem sonst farblosen Protoplasmakörper vertheilt sind.

Es wäre daher auch unrichtig, das Chlorophyll allein, d. h. den soeben bezeichneten isolirbaren grünen Farbstoff, als das Thätige bei der Kohlensäure-Assimilation zu betrachten. Als solches hat vielmehr das lebende Protoplasma zu gelten, und das Chlorophyll ist nur ein Hülfsmittel, welches hierbei nothwendig gebraucht wird; man kann also auch sagen, dass die Organe der Kohlensäure-Assimilation die durch Chlorophyll gefärbten Theile des Protoplasmas sind. Denn wie Jodin zeigte, vermag kein todter Pflanzentheil, wenn er auch chemisch unverändertes Chlorophyll enthält, Kohlensäure zu zersetzen, und ebensowenig thun dies Chlorophylllösungen oder mit solchen getränkte Substanzen, wenn sie dem Lichte ausgesetzt werden. Andererseits hat Engelmann mittelst der oben erwähnten, für Sauerstoff sehr empfindlichen Bakterienmethode mikroskopisch nachgewiesen, dass farbloses Protoplasma im Lichte keinen Sauerstoff abscheidet, aber schon das kleinste lebende Chlorophyllkorn dies thut, dass also das farbstoffhaltige Protoplasma allein der Sitz der Kohlensäurezersetzung ist. Auch die von Pringsheim erkannte Inanition oder Ernährungsohnmacht des Protoplasmas ist ein Beweis dafür, dass es nicht das Chlorophyll ist, welches die Kohlensäure zersetzt, sondern das lebende Protoplasma; mittelst der oben erwähnten Bakterienmethode kann man unter dem Mikroskope nachweisen, dass grüne Zellen durch Aufenthalt in sauerstofffreien Gasen die Fähigkeit Kohlensäure zu zersetzen verlieren, trotzdem dass sie Chlorophyll besitzen und im Lichte sich befinden; dabei ist das Protoplasma nicht getödtet, sondern befindet sich in einer Ohnmacht, denn nach Zutritt von Sauerstoff beginnen die Lebensthätigkeiten von neuem.

Worin die Rolle, welche dem Chlorophyllfarbstoff hierbei zufällt, besteht, ist freilich noch unbekannt. Nach einer von Pringsheim ausgesprochenen Hypothese soll der grüne Farbstoff die Wirkung eines Lichtschirmes haben, hinter welchem das Protoplasma vor zu ausgiebiger Kohlensäurebildung durch Athmung geschützt werde und seine Fähigkeit, Kohlensäure zu zersetzen, ausüben könne. Zwar hat Engelmann mittelst der Bakterienmethode keine Sauerstoffausscheidung nachweisen können, wenn farbloses Protoplasma hinter einem aus Chlorophylllösung oder aus grünen Blättern gebildeten Lichtschirm sich befand; aber ein so beleuchtetes Protoplasma ist auch nicht ganz zu vergleichen mit einem selbst von Chlorophyll durchtränkten Protoplasma. Die der Pringsheim'schen Theorie zu Grunde liegende Voraussetzung, dass erhöhte Lichtintensität die Kohlensäureproduction in der Pflanze beschleunige, bestreitet Reinke, weil er die im intensiven Sonnenlichte ausgeschiedenen Gase nicht reicher an Kohlensäure fand, als die im einfachen Sonnenlichte ausgeschiedenen. Der Umstand, dass der Gehalt des einzelnen Chlorophyllkörpers an Farbstoff ein minimaler ist, scheint darauf hinzudeuten, dass der Farbstoff eher wie ein Ferment wirkt, dass seine Rolle also eine chemische ist, etwa indem er durch eine Verwandtschaft zum Sauerstoff bei der Abspaltung desselben von der Kohlensäure betheiligt ist. Es bleibt freilich fraglich, ob das Verhalten des Chlorophylls im todten Zustande, z. B. in Lösungen, wo es am Lichte unter starker Sauerstoffabsorption sich entfärbt, zu verwerthen ist für die Aufklärung seiner Action im lebenden Protoplasma bei der Assimilation. Denn verloren geht ja in der lebenden Zelle die grüne Farbe auch trotz Einwirkung des Lichtes nicht; ob dies nun daher rührt, dass hier die Affinität des Chlorophylls zum Sauerstoff eine andere ist, oder dass für zerstörtes Chlorophyll

immerfort neues gebildet wird, ist unentschieden. — TIMIRIAZEFF schreibt dem Chlorophyll die Rolle eines Sensibilisators zu: es übertrage die Energie der Schwingungen auf die Moleküle der Kohlensäure; es müsse sich daher dabei selbst zersetzen; nach jenem Forscher soll auch das Licht zugleich die Zersetzung des Chlorophylls hervorrufen, letzteres aber in demselben Maße immer neugebildet werden.

Für die Annahme, dass dem Chlorophyll nicht die Hauptrolle bei der Kohlensäurezersetzung zukommt, dürften auch die vor Kurzem gemachten Beobachtungen sprechen, wonach Ernährung aus Kohlensäure auch bei einigen chlorophylllosen Organismen vorkommt. Nach ENGELMANN sollen die nur mit einem rothen Farbstoff, aber nicht mit Chlorophyll versehenen, in faulem Sumpf- und Seewasser lebenden Purpurbakterien im Lichte Kohlensäure zersetzen, was von ihm daraus geschlossen wurde, dass nach der erwähnten Bakterienmethode sauerstoffbedürftige Bakterien sich um jene Purpurbakterien ansammeln, wenn sie bei Sauerstoffausschluss belichtet werden. ENGELMANN schließt daraus, dass auch andere Farbstoffe das Chlorophyll in seiner Leistung vertreten können. Aber es giebt sogar, wie schon HÜPPE und neuerdings WINOGRADSKY beobachteten, gewisse ganz farblose Bakterien, nämlich diejenigen, welche Ammoniak zu Salpetersäure nitrificiren (vergl. S. 510), die auch ohne jede organische Verbindung, wenn ihnen nur kohlensaures Ammoniak als einzige Kohlenstoffquelle geboten ist, sich entwickeln. Gewiss wären solche Fälle, wo die gewöhnliche Chlorophyllwirkung auch ohne Chlorophyll erzielt wird, wenn sie auch als Ausnahmen von der gewöhnlichen Regel sich darstellen, doch von großer theoretischer Bedeutung. Allein da die nitrificirenden Bakterien kohlensaures Ammoniak auch im Dunkeln assimiliren, so darf dieser Vorgang überhaupt nicht mit der gewöhnlichen durch das Chlorophyll vermittelten Kohlensäure-Assimilation verglichen werden, die sich auf das bestimmteste als eine Function des Lichtes darstellt. Uebrigens handelt es sich auch nicht um Assimilation von freier Kohlensäure, sondern von kohlensaurem Ammoniak, also einer Verbindung, die wohl eher als eine organische aufgefasst werden kann, wie ihre nahe Verwandtschaft mit dem Harnstoff zeigt.

Ein Beleg dafür, dass der Farbstoff nicht das allein Maßgebende sein kann, dürfte auch in der ungleichen A s s i m i l a t i o n s e n e r g i e der einzelnen Pflanzen und Pflanzentheile gefunden werden. WEBER berechnete aus der Production von Trockensubstanz, während gleicher Zeiten und unter gleichen äußeren Bedingungen unter Abzug des ungefähren Athmungsverlustes die Assimilationsenergie für 1 qm Blattfläche in 10 Stunden bei Phaseolus multiflorus zu 3,413 g, bei Ricinus communis zu 5,559 g. Auch die Blätter einer und derselben Pflanze assimiliren in ihren verschiedenen Altersperioden unter gleichen Bedingungen sehr ungleich energisch. So fand CUBONI an den Blättern eines Weinrebensprosses von den jüngeren an der Spitze des Sprosses befindlichen fortschreitend bis zu den ältesten an der Basis derselben folgende relative Werthe für die Stärkebildung:

$^4/_{10}$, $^5/_{10}$, $^6/_{10}$, $^8/_{10}$, $^9/_{10}$, $^{10}/_{10}$, $^{10}/_{10}$, $^8/_{10}$, $^5/_{10}$, $^2/_{10}$, $^0/_{10}$,

wonach also die Blätter in einem mittleren Alterszustande am stärksten assimiliren. Man könnte hiernach auf den Gedanken kommen, dass den Chlorophyllkörpern selbst eine specifisch und wohl auch periodisch ungleiche Befähigung Kohlensäure zu zersetzen eigen ist, ebenso wie ja auch das Protoplasma in seinen Lebensenergien sehr wechselnd ist. Allein dafür geben jene Thatsachen noch keinen Beweis. Denn es ist leicht einzusehen, dass das, was man direct beobachtet, hinsichtlich der Production von kohlenstoffhaltigem Material oder von Verbrauch an Kohlensäure die Resultirende complicirter verschiedenartiger Componenten ist, die selbst wieder wechselnd sein können. Erstens muss die Größe der Athmung von Einfluss sein. Ein zweiter Factor ist der Wassergehalt des Pflanzentheiles; das Welkwerden setzt die Assimilationsenergie ganz bedeutend herab. So zersetzen Blätter von Laurus cerasus, welche die Hälfte ihres Wassers durch Welken verloren haben, nur $^1/_6$ soviel Kohlensäure als im turgescenten Zustande. KREUSLER hat besonders darauf hingewiesen, ein wie dominirender Factor bei der Assimilation der Wassergehalt der Pflanze ist, und dass also der mit dem Alter der Blätter abnehmende Wassergehalt die verschiedene Leistung der letzteren mit beeinflussen wird. Uebrigens hat er

auch einen bemerkenswerthen Effect erkannt, den bei den verschiedenaltrigen Blättern von Philadelphus coronarius die Temperatur ausübt: bei 25° C. ergab sich ein starker und stetiger Abfall der assimilatorischen Leistung mit zunehmendem Alter der Blätter, während bei 15° C. keine constante Beziehung in diesem Sinne erkennbar war, indem dann die ältesten Blätter den jüngsten nur wenig nachstanden, wobei freilich nicht entschieden ist, ob hierbei der Wassergehalt der Blätter durch die Temperatur in dem einflussgebenden Sinne verändert wurde oder eine directe Wirkung der Temperatur vorlag. — Auch die Lage des Blattes zum Lichte ist von Einfluss: ein Blatt in natürlicher Lage, die Oberseite dem Lichte zugekehrt, zersetzt energischer Kohlensäure, als wenn es in umgekehrter Lage gehalten wird.

2. **Das Licht.** Wie schon die ersten Experimentatoren, die sich mit der Kohlensäurezersetzung der Pflanzen beschäftigten, erkannten, ist dieser Process von der Gegenwart des Lichtes abhängig. Solange als grüne Pflanzen im Dunkeln sich befinden, nehmen sie keine Kohlensäure auf und scheiden keinen Sauerstoff aus: vielmehr wird dann auch bei ihnen Einathmung von Sauerstoff und Abscheidung von Kohlensäure nachweisbar, also der allgemeine Athmungsprocess, der eben auch in den grünen Pflanzentheilen immer fortdauert, auch am Lichte, wo er nur durch den ausgiebigeren entgegengesetzten Gasaustausch, den die Kohlensäure-Assimilation darstellt, überwogen wird, wie wir bei der Athmung bereits gesehen haben. Es findet also nur während des Tages Kohlensäure-Assimilation statt, in der Nacht ist diese Thätigkeit unterbrochen. Zugleich ist daraus zu schließen, dass, je länger die tägliche Beleuchtung dauert, um so stärker die Zunahme der Pflanze an kohlenstoffhaltiger Substanz ausfallen muss.

Hierbei ist die Helligkeit der Beleuchtung von bedeutendem Einflusse. Im Allgemeinen hat das directe Sonnenlicht den größten Effect, und ungefähr proportional mit der Lichtintensität nimmt die Energie der Kohlensäurezersetzung ab, um schon bei schwachem Lichte ganz zu erlöschen. Indessen sind hierin die Pflanzen nach ihren natürlichen Standorten von ungleichen Bedürfnissen, indem besonders die eigentlichen Schattenpflanzen noch bei einer so schwachen Lichtintensität genügend Kohlensäure zu assimiliren vermögen, bei welcher die gewöhnlichen lichtliebenden Pflanzen schon nicht mehr ihren Kohlensäurebedarf durch Assimilation decken können.

Das Licht ist hiernach einer der wichtigsten Factoren für die Ernährung und Existenz der grünen Pflanzenwelt. Denn bei dauernder Lichtentziehung ist eine Zunahme an kohlenstoffhaltiger Pflanzensubstanz auf dem Wege der Kohlensäure-Assimilation ausgeschlossen und ebensowenig können grüne Pflanzen an Orten, zu denen das Licht mangelhaften Zutritt hat, sich genügend ernähren und entwickeln, und bleiben kümmerlich. Die große Bedeutung, welche Jahreszeit, Witterung und Standort für die Pflanzenentwickelung haben, beruhen zum großen Theil mit auf dieser Abhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation von der Dauer und Intensität der Beleuchtung.

Es ist auch von Interesse zu wissen, welchen Antheil an dieser Lichtwirkung den einzelnen Farbenstrahlen zukommt, aus welchen das Sonnenspectrum besteht. Die in dieser Beziehung festgestellten Thatsachen lassen

sich in die Sätze zusammenfassen, dass zwar alle für unser Auge wahrnehmbaren Strahlen Kohlensäurezersetzung erregen, aber das gemischte weiße Licht kräftiger als jedes farbige für sich allein wirkt, und dass die einzelnen farbigen Strahlen unter sich von sehr ungleicher Wirkung sind, indem die stärker brechbare Hälfte des Spectrums (blau bis violett) viel weniger leistet als die minder brechbare (roth bis grün), wo das Maximum wahrscheinlich im Roth liegt.

Wenn Pflanzen, die darauf angewiesen sind, ihren Kohlenstoff unter Mithülfe des Lichtes aus Kohlensäure zu erwerben, dem Lichte ganz entzogen oder ungenügend beleuchtet werden, so sterben sie nach einiger Zeit ab, nämlich dann, wenn die organischen Reservestoffe, welche ihnen der Samen bei der Keimung bot, zum Wachsthum verbraucht sind. In solchen Dunkelpflanzen findet man dann nicht mehr so viel kohlenstoffhaltige Substanz, als wie in dem Samen vorhanden war, eben weil sie davon in Folge der fortdauernden Athmung verloren haben und an der Kohlensäure-Assimilation verhindert waren. Sehr anschaulich wird diese Verminderung der Bildung kohlenstoffhaltiger Substanz durch einen Versuch von Sachs, wobei je 4 Samen von Tropaeolum majus entsprechend 0,394 g Trockensubstanz verwendet wurden.

Es ergaben nach 62 Tagen:

4	Pflanzen	von früh bis Abends im hellen Lichte	20,299 g	Trockensubstanz	je 265 Blätter,	je 13 Früchte
4	„	von früh bis Mittags im hellen Lichte, sonst dunkel	5,209 „	„	„ 147 „	„ 0 „
4	„	von früh bis Abends im diffusen Lichte	0,264 „	„	„ 6 „	„ 0 „

Auch mit Hülfe der Ausscheidung von Sauerstoffblasen aus Pflanzentheilen, die unter Wasser gehalten werden, besonders aus Wasserpflanzen kann man diese Abhängigkeit demonstriren und sogar durch Zählen der Gasblasen bestimmen. Im directen Sonnenlichte scheiden sie meist in lebhaftem Strome Blasen aus; Vorsetzen eines beschattenden Schirmes, desgleichen jede Wolke, die sich vor die Sonne stellt, bringt fast augenblicklich eine bedeutende Verlangsamung in dem Entweichen der Sauerstoffblasen hervor. So erklärt sich denn, warum die grünen Pflanzen im Allgemeinen unter sonst gleichen Verhältnissen am besten gedeihen und am meisten produciren an hellen Standorten, und merklich weniger, wo sie im Schatten oder sonst an ungenügend hellen Orten wachsen. Ebenso ist es begreiflich, dass die längsten Sommertage den größten Erfolg in der Production von Pflanzenmassen haben, und dass man im Winter wegen der Kürze der Tage auch bei günstiger Temperatur grüne Pflanzen nicht zu normaler Entwickelung bringen kann. Es lässt sich zwar schon in der Dämmerung Sauerstoffausscheidung aus grünen Pflanzen nachweisen, aber sie ist eben hier so schwach, dass sie den gleichzeitig fortgehenden entgegengesetzten Process der Athmung nicht zu überflügeln vermag und dass Abnahme an Kohlenstoff das Resultat sein muss. Uebrigens lässt sich in einem so schwachen Lichte, welches noch genügt, um etiolirte Pflanzen ergrünen zu lassen, keine Sauerstoffausscheidung mehr nachweisen. Aber auch die Steigerung der Lichtintensität hat in der Wirkung auf die Assimilation ihre Grenze; in dem durch eine Sammellinse concentrirten Sonnenlichte hört sie auf, weil dadurch zerstörende und tödtende Einflüsse auf das Chlorophyll und auf das Protoplasma eintreten, wie S. 248 erwähnt wurde.

Wenn wir uns dieses Lichtbedürfniss der grünen Pflanze vergegenwärtigen, so ist es von großem Interesse zu sehen, dass die Pflanze sich einer ganzen Reihe von Mitteln bedient, um in der That ihrem Chlorophyll den besten Lichtgenuss zu verschaffen. Es ist hier zu erinnern an die Form und Stellung der Chlorophyllscheiben und ähnlicher Körper in der Zelle, wo sie unter der Zellwand mit ihrer breiten

Seite nach außen gekehrt aufgestellt sind (S. 33), sowie an die gegen das Licht orientirten Bewegungen, welche dieselben selbständig in der Zelle ausführen (S. 286). Es ist ferner zu denken an die allgemeine Regel, dass die Pflanze ihre grünen Assimilationsgewebe in die dem Lichte am meisten zugänglichen oberflächlichen Theile ihres Körpers, insbesondere in Blätter, d. h. in wie Schirme zum Auffangen des Lichtes ausgebreitete Flächen verlegt und hier die dem Lichte zugekehrte obere Seite mit dem chlorophyllreichsten Gewebe ausstattet (S. 208). Wir denken weiter an die positiv heliotropischen Bewegungen der meisten mit grünen Blättern besetzten Stengel (S. 477) und an die in dieser Hinsicht überraschend zweckmäßigen transversal heliotropischen Bewegungen der grünen Blätter selbst. Es ist auch nachgewiesen, dass die bilateralen Blätter in ihrer natürlichen Lichtstellung energischer Kohlensäure zersetzen als in umgekehrter Lage. Auch die Gesetze der Blattstellung, ferner die Anisophyllie zwischen Ober- und Unterblättern an horizontalen Sprossen (S. 398) sind für den möglichst besten Lichtgenuss aller einzelnen Blätter äußerst zweckmässige Einrichtungen, und nicht minder verdient in dieser Hinsicht der Umstand Beachtung, dass bei den großen Bäumen, die das Laub tragenden Sprosse fast nur auf den Mantel der Baumkrone, so umfangreich die letztere auch sein mag, beschränkt sind, was man bei dem Studium der Architektonik der Baumkronen bestätigt finden wird.

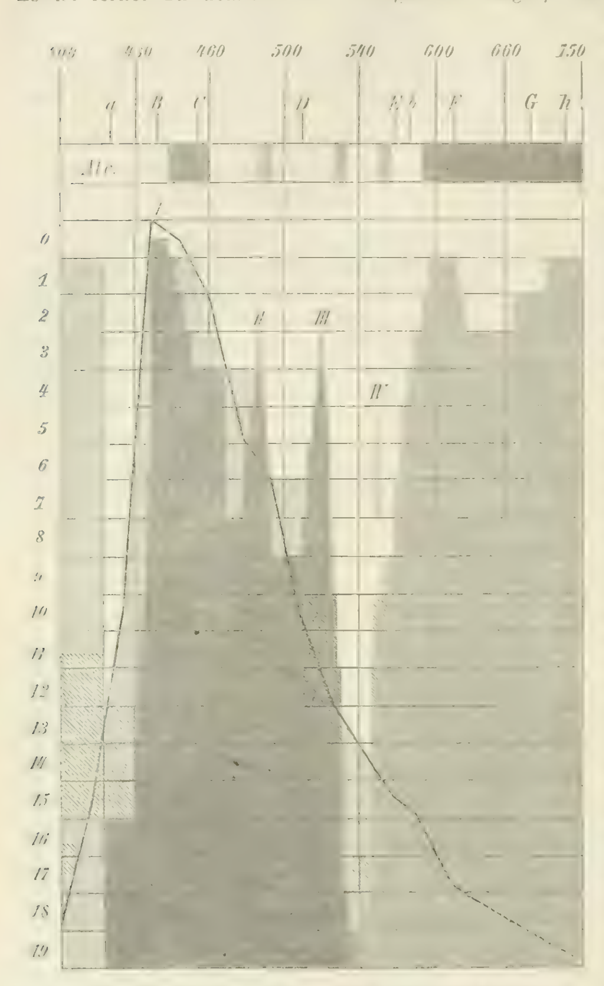


Fig. 218. Curve der Gasblasenausscheidung über dem Absorptionsspectrum des Chlorophylls lebender Blätter construirt. *I* bis *IV* die Absorptionsbänder des Chlorophyllspectrums. Die Ziffern am linken Rande bedeuten die Zahl der über einander geschichteten Blätter von Impatiens parviflora, deren Absorptionsspectrum die betreffende Horizontalreihe enthält. Die Absorption bei 0 ist von einem Farnprothallium entnommen. Bei *Alc* ist zum Vergleich das Absorptionsspectrum eines alkoholischen Blätterauszuges dargestellt. Die Zahlen und Buchstaben am oberen Ende bedeuten die Schwingungszahlen und die Frauenhoferschen Linien. Die Curve ist nach der Zahl der abgeschiedenen Gasblasen in den einzelnen Regionen des Spectrums construirt. Nach Reinke.

Versuche über Assimilation im farbigen Lichte wurden hauptsächlich von Daubeny, Draper, Cloez und Gratiolet, Sachs, Pfeffer, N. J. C. Müller und Reinke angestellt, welche an Pflanzen, die entweder in die einzelnen Regionen des natur-

lichen Spectrums oder hinter die oben (S. 248) erwähnten farbigen Lösungen gebracht wurden, nach der Methode des Gasblasenzählens oder durch Bestimmung der verbrauchten Kohlensäure ein Maß für Assimilation gewannen. Engelmann und Pringsheim benutzten auch hierzu die Bakterienmethode, indem sie aus dem Grade der Ansammlung der Bakterien in den einzelnen Spectralbezirken des Mikrospectrums auf die Größe der Kohlensäure-Assimilation schlossen. Insofern stimmen alle Beobachtungen überein, als die größte Wirkung in der minder brechbaren Hälfte des Spectrums liegt, also gerade in den Strahlen, welche beim Wachsen (S. 395) und bei den Bewegungserscheinungen (S. 447, 481) die geringsten Effecte haben, während die auf diese Lebensprocesse am stärksten wirkenden stärker brechbaren Strahlen bei der Assimilation die schwächsten sind. Die Werthe in den rothen und gelben Strahlen verhalten sich zu denen in den blauen etwa wie 88,6 zu 7,6. Die Wirkungen in den einzelnen Spectralbezirken summirt ergaben ungefähr die Wirkung des gemischten weißen Lichtes auf denselben Pflanzentheil. Nur in Bezug auf die Lage des Maximums differiren die Beobachtungen insofern, als die früheren Forscher bis zu Pfeffer das Maximum in Gelb verlegten, während N. J. C. Müller und besonders Reinke dasselbe auf der Grenze von Roth und Orange zwischen den Spectrallinien *B* und *C* fanden (Fig. 218). Liegt es wirklich an dieser Stelle, so würde es zusammenfallen mit dem charakteristischen Absorptionsband *I*, welches das Spectrum einer Chlorophylllösung darbietet, und man hat darin eine bedeutungsvolle Beziehung zwischen der Lichtabsorption des Chlorophylls und seiner assimilatorischen Arbeit zu finden geglaubt. Auch Engelmann will mittelst seiner Bakterienmethode im Mikrospectrum Coincidenz des Assimilationsmaximums mit dem Absorptionsmaximum im Roth beobachtet haben. Pringsheim bestreitet dies: nach ihm liegt das Maximum der Sauerstoffabgabe bei verschiedenen Arten und Exemplaren derselben Art an verschiedenen Stellen zwischen *C* und *D*, also mehr dem Gelb genähert und ohne Beziehung zur Absorption; ebenso ist im Blau und Violett die Sauerstoffausscheidung im Verhältniss zu der hier stattfindenden Absorption immer nur äußerst schwach. Jedenfalls ist das allgemeine Bild der Assimilationscurve so, dass dieselbe gegen *A* sehr steil, gegen *E* bis *H* weniger steil fällt. Die nicht auf das Auge wirkenden sogenannten dunklen Wärmestrahlen von geringerer Brechbarkeit als Roth scheinen keine Wirkung auf die Assimilation zu haben; dagegen schlossen Bonnier und Mangin auf eine Assimilation noch im Ultraviolett aus dem Umstande, dass sie den Quotient $\frac{CO_2}{O}$ hier größer fanden gegenüber seinem Werthe im Dunkeln.

Engelmann hat dann auch die Frage verfolgt, welche Strahlengruppen durch die im Blatte außer dem Chlorophyll vorhandenen Farbstoffe absorbirt werden, weil diese jedenfalls bei der Assimilation unwirksam sein müssen. Da in der Epidermis vieler Blätter ein rother Farbstoff vorhanden ist, so lebt hier die Pflanze fortwährend wie hinter einem rothen Schirm. Dieser purpurrothe Zellsaft absorbirt hauptsächlich die Strahlen zwischen Gelb und Blau; diese sind also für die Assimilation unwesentlich, und diese Vertheilung der Lichtabsorption in dem rothen Zellsaft ist die für die Assimilation am wenigsten nachtheilige. Wenn die saure Reaction des Zellsaftes schwächer oder alkalisch wird, so wird der Gesammtbetrag der Absorption erheblich größer und das Maximum wird weiter nach Roth verschoben; hiernach wäre die thatsächlich saure Reaction des rothen Zellsaftes physiologisch bedeutungsvoll.

Bezüglich der Frage wegen der Beziehung zwischen Assimilation und Absorption sei noch eines Versuches Regnard's erwähnt, wonach grüne Pflanzen in einem Lichte, welches durch eine schwache Chlorophylllösung gegangen ist, die nur das Roth zwischen *B* und *C* absorbirt, zu Grunde gehen, dagegen hinter einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff, welche die sichtbaren Strahlen bis auf jenen rothen Theil absorbirt, ebenso gut gedeihen sollen, wie in einem durch reines Wasser gegangenen Lichte. Ob in der That in einem assimilirenden Blatte Licht absorbirt wird, hat Detlefsen geprüft; er fand, dass, wenn die Gesammtenergie des Sonnenlichtes = 700 bis 900 Wärmeeinheiten gesetzt wird, 1 qm Blattfläche pro Stunde

zur Bildung von 1,59 Assimilationsstärkemehl allerdings nur 6,5 Wärmeeinheiten verbraucht, und dass gesunde Blätter in kohlensäurereicher Luft und directer Sonne in der That ca. 1 % des Sonnenlichtes mehr verbrauchen als dieselben Blätter einige Momente vorher in kohlensäurefreier Luft.

Künstliches Licht ruft ebenfalls Assimilation hervor; man hat dies mit Lampen- und Gaslicht, sowie mit Magnesiumlicht, Kalklicht und elektrischem Licht nachgewiesen. Natürlich wirken diese Lichtquellen nach Maßgabe der jeweils in ihnen vertretenen Strahlen und ihrer Intensität, sie erreichen daher das Tageslicht in ihrer Wirkung nicht.

3. Die Temperatur kann nicht wie das Licht als eine bei der Kohlensäurezersetzung selbst nothwendig betheiligte Kraftquelle betrachtet werden, sondern sie beeinflusst den Process wohl nur in ähnlicher Weise wie auch andere Lebensthätigkeiten. Man hat auch hier die Abhängigkeit mittelst des Gasblasenzählens zu bestimmen gesucht, wiewohl dieses hier wegen der veränderten Beziehungen zwischen Athmung und Kohlensäurezersetzung nicht ganz entscheidend ist. Nach den Versuchen Heinrichs' mit der Wasserpflanze Hottonia liegt das Optimum bei ungefähr 31° C., wo 547 bis 580 Blasen ausgeschieden wurden in der nämlichen Zeit, wo bei 50° C. 110 bis 200 Blasen gezählt wurden; bei 56° C. hörte die Abscheidung auf, begann jedoch nach Abkühlung wieder. Auch Temperaturerniedrigung verlangsamt die Assimilation, indem die Hottonia-Pflanze bei 10,6 bis 11,2° C. in derselben Zeit nur 145 bis 160 Blasen abgab. Aber selbst bei wenigen Graden über 0 findet noch etwas Sauerstoffausscheidung im Lichte statt, was nicht bloß bei den Versuchen mit Hottonia, sondern auch von andern Beobachtern an andern Pflanzen constatirt wurde, und was ja auch schon daraus gefolgert werden muss, dass manche Pflanzen noch bei sehr niederen Temperaturen fortzukommen vermögen. Nach den Versuchen von Kreusler findet bei Rubus Kohlensäureverbrauch schon bei sehr niedrigen, den Gefrierpunkt kaum überschreitenden Graden statt, und andererseits bringen Temperaturen von nahezu 50° die Function noch nicht zum Stillstand. Indess ist die Curve anders als die der Athmung: sie steigt von den tieferen Graden ausgehend anfangs sehr schnell, dann gelinder und senkt sich mit Ueberschreitung des Maximums erst langsam, dann rascher. Der Einfluss, den der Entwickelungszustand der Blätter dabei ausübt, ist S. 537 erwähnt worden.

4. Der Kohlensäuregehalt der Luft. Da die Kohlensäure für die Pflanze ein Nahrungsmittel ist, so ist zu erwarten, dass größere Gaben dieses Gases als sie in der gewöhnlichen Luft enthalten sind, auch eine stärkere Kohlensäurezersetzung bedingen werden, so weit dadurch nicht die Partiärpressung des Sauerstoffes in dem Grade vermindert wird, dass sie störend auf die Athmung und Lebensthätigkeiten einwirkt. Bereits Boussingault beobachtete, dass ein Kirschlorbeerblatt pro qcm und Stunde in reiner Kohlensäure 0,5 bis 1,5 ccm, in einer bis zu 30 Procent Kohlensäure enthaltenden Luft 4,0 bis 13,1 ccm Kohlensäure zersetzte; es ist dabei zu berücksichtigen, dass sich das Blatt durch die Sauerstoffausscheidung selbst eine zum Leben geeignete Luft schafft. Allein es ist hier doch nicht bloß die Verdünnung der Kohlensäure mit anderen

Gasen maßgebend, sondern die partiäre Pressung der Kohlensäure allein ist schon von Einfluss, denn Boussingault stellte fest, dass, wenn er durch Verminderung des Druckes dieses Gas auf ein größeres Volumen brachte, mit der verminderten Dichte desselben eine stärkere Assimilationsthätigkeit eintrat. Godlewski fand an Stücken desselben Blattes von Glyceria spectabilis, dass pro qdm Blattfläche und pro Stunde in einer Luft von 3,9, 12,6 und 26 Procent Kohlensäure 8,31, 13,56, bezw. 11,95 ccm Kohlensäure zersetzt werden, und fand so das Optimum für Glyceria bei 8—10, für Typha latifolia bei 5—7 Procent Kohlensäuregehalt der Luft. Indessen galt dies nur im hellen Sonnenlichte; bei geringerer Helligkeit war solcher Kohlensäurereichthum schon nachtheilig. Dies stimmt auch mit Beobachtungen Saussure's überein, wonach Pflanzen in sehr kohlensäurereicher Luft an schattigen Standorten schlechter als bei gleichem Kohlensäuregehalt in der Sonne gedeihen. Jedenfalls aber kann eine Bereicherung der Luft mit Kohlensäure, wie sie für das thierische Leben bereits nachtheilig ist, für die Assimilation der grünen Pflanzen Vortheile bringen. Der höhere Kohlensäuregehalt der Luft in älteren Erdperioden hat daher wohl auch die Vegetation derselben begünstigt.

§ 75. **Der chemische Process und die Producte der Kohlensäure-Assimilation.** Im Vorausgehenden haben wir die Beweise dafür kennen gelernt, dass die grüne Pflanze unter Mithülfe des Lichtes aus Kohlensäure und aus Wasser organische Verbindungen erzeugt. Auf künstlichem Wege ist es uns bislang noch nicht gelungen, aus jenen beiden Körpern eine organische Substanz darzustellen. Wie dieses in der Pflanze geschieht, ist auch noch ein Räthsel. Was zur Lösung desselben beigebracht worden ist, sind theils Beobachtungen, theils theoretische Speculationen. In erster Linie ist hier die Thatsache von Bedeutung, dass bei der Verarbeitung von Kohlensäure und Wasser Sauerstoff frei wird, mit anderen Worten, dass die Kohlensäure-Assimilation ein Reductionsprocess ist, dass die als erstes Assimilationsproduct aus Kohlensäure und Wasser entstehende organische Verbindung ärmer an Sauerstoff ist als Kohlensäure und Wasser zusammen. Auch das quantitative Verhältniss hierbei ist besonders durch Versuche Boussingault's geprüft worden. Derselbe brachte in einen geschlossenen, der Sonne exponirten Ballon grüne Blätter und kohlensäurehaltiges Wasser und bestimmte dann das durch Auskochen des Wassers gewonnene Gas, wobei sich ergab, dass dem Volumen nach ungefähr ebensoviel Sauerstoff ausgeschieden als Kohlensäure verarbeitet worden war. Damit stimmen auch die seit Boussingault mehrfach gemachten Beobachtungen überein, dass das Volumen eines Gasgemisches, in welchem Pflanzen Kohlensäure zersetzen, annähernd constant bleibt. Dass dabei nicht immer völlige Constanz der Gasvolumina erzielt wird, hängt damit zusammen, dass wohl noch andere gasbildende und gasverbrauchende Processe in der Pflanze zum Ausdruck kommen mögen. Wenn nun die Volumina der verbrauchten Kohlensäure und des ausgeschiedenen Sauerstoffes gleich sind, so heißt

das mit anderen Worten: es wird ein Quantum von Sauerstoff ausgeschieden, welches demjenigen gleich ist, das in der verarbeiteten Kohlensäure enthalten war. Denn in der That nimmt der Sauerstoff, welcher in einem Volumen Kohlensäure enthalten ist, für sich allein gerade dasselbe Volumen ein. Ob der von der Pflanze ausgeschiedene Sauerstoff gänzlich aus der Kohlensäure stammt oder nur zum Theil aus dieser, zum anderen Theil aus dem Wasser, ist unentschieden, doch ist dies gleichgültig für die Beurtheilung des in der Pflanze als erstes Assimilationsproduct zurückbleibenden Körpers.

Es liegen nun eine Reihe von Gründen für die Annahme vor, dass der letztere ein Kohlenhydrat, und zwar Stärkemehl ist. Man findet nämlich fast allgemein in den Chlorophyllkörpern zur Zeit, wo Assimilation stattfindet, Einschlüsse von Stärkemehlkörnchen, die man mittelst Jod leicht als solche erkennen kann. Es ist schon in der Zellenlehre von dieser Erscheinung die Rede gewesen (S. 54). Auf das verbreitete Vorkommen von Stärke in den Chlorophyllscheiben hat schon Mohl aufmerksam gemacht, während erst Sachs dieselbe in directe genetische Beziehung zur Kohlensäurezersetzung brachte. Dieser Forscher zeigte, dass, wenn man grüne Pflanzen einen oder einige Tage ins Finstere stellt, die Chlorophyllscheiben der Mesophyllzellen dann kein Stärkemehl mehr enthalten, aber solches von neuem erzeugen, sobald sie einige Zeit wieder im Lichte sich befinden. Und wenn einzelne Stellen von Blättern am Lichte durch Umhüllung mit schwarzem Papier dunkel gehalten werden, so verschwindet nur aus diesen die Stärke. Bisweilen erscheinen die ersten Stärkekörnchen schon kurz nach Beginn der Beleuchtung in directer Sonne, z. B. nach G. Kraus in den Chlorophyllbändern von Spirogyra nach 5 Minuten, in den Chlorophyllscheiben von Funaria und Elodea nach 1½ bis 2 Stunden; im diffusen Lichte bedarf es etwas längerer Zeit. Und Godlewski fand in entstärkten Keimpflanzen von Raphanus schon nach ¼ Stunde Stärkebildung, wenn sie in einer 8 Procent Kohlensäure enthaltenden Luft sich befanden, während in gewöhnlicher Luft bei gleicher Lichtintensität erst nach 1 Stunde etwa ebensoviel Stärke gebildet worden war. Von entscheidender Beweiskraft dafür, dass die Stärkeeinschlüsse der Chlorophyllkörper die Assimilationsproducte sind, ist aber die von Godlewski und Pfeffer gemachte Beobachtung, dass die Stärke aus den Chlorophyllscheiben verschwindet und sich nicht wieder bildet, wenn die Pflanze zwar beleuchtet, aber in einer kohlensäurefreien Luft gehalten wird. Das Verschwinden der Stärkeeinschlüsse aus den Chlorophyllkörpern, wenn keine Assimilation stattfindet, ist offenbar so zu erklären, dass das Assimilationsproduct nur vorübergehend in dem Chlorophyllapparate liegen bleibt. Der letztere ist eben nur die Bildungsstätte; gebraucht wird das Product anderswo in der Pflanze, nämlich überall da, wo Neubildungen statthaben; es muss also aus der chlorophyllführenden Zelle, überhaupt aus dem Blatte auswandern, um z. B. nach den Früchten, oder nach unterirdischen Theilen transportirt zu werden. Diese Auswanderung ist natürlich nur auf diosmotischem Wege möglich; es muss also nothwendig

das unlösliche Stärkekorn in eine wasserlösliche Verbindung, also etwa in Zucker umgewandelt werden, um durch Diosmose aus der Zelle auszuwandern. Man wird sich vorzustellen haben, dass die Fortschaffung der gebildeten Assimilate beständig, auch im Lichte stattfindet, und dass eine Anhäufung derselben im Chlorophyllkörper immer dann eintreten muss, wenn die Erzeugung schneller erfolgt als die Abfuhr.

Dass Stärkemehl das erste Assimilationsproduct ist, ist durch das Vorstehende nicht bewiesen. Es ist sogar wahrscheinlicher, dass es dies nicht ist, sondern dass eine lösliche Verbindung das primäre Product darstellt, also vielleicht eine Zuckerart, aus welcher erst secundär, also etwa wie eine transitorische Stärkebildung (S. 54), unlösliches Stärkemehl entsteht, als diejenige Stoffform, welche zur Aufspeicherung von Material am besten geeignet ist, wenn etwa eine gewisse Anhäufung der Assimilate eintritt. Uebrigens steht die oben erwähnte Constanz der Gasvolumina bei der Kohlensäure-Assimilation auf das Beste im Einklange mit der Annahme, dass ein Kohlenhydrat das Assimilationsproduct ist, wie folgende Gleichung zeigt:

$$12\,CO_2 + 10\,H_2O = 24\,O + C_{12}H_{20}O_{10}$$
(Stärkemehl).

Wie die grünen Blätter in Folge der Bildung und Auswanderung der Assimilationsstärke in ihrem Stärkegehalt Tag und Nacht wechseln, ist von Sachs näher untersucht worden. Bei vielen Pflanzen wird während der Nacht fast die ganze Stärke aus den Blättern entleert, indem sie in die Blattnerven und von dort durch den Blattstiel fortgeführt wird, während an isolirten Blattstücken ohne Nerven, die man Nachts in feuchter Luft hält, die Stärke im Mesophyll verbleibt. Bei manchen Pflanzen verschwindet freilich die Stärke in einer Nacht nur bei warmem Wetter vollständig. Im Allgemeinen sind also die grünen Blätter am Abend mit Stärke erfüllt, am Morgen mehr oder weniger befreit davon. Durch Wägungen von Blattstücken stellte Sachs fest, dass z. B. in 1 Nachtstunde pro 1 qm Blattfläche bei Helianthus 0,964 g, bei Cucurbita 0,828 g Stärke fortgeht, während die entsprechende Zunahme in Folge der Stärkebildung am Tage bei Helianthus 0,914 g, bei Cucurbita 0,68 g ergab. Eine hübsche Methode, um auch ohne mikroskopische Untersuchung (S. 55), Assimilationsstärke in Blättern nachzuweisen, besteht darin, dass man dieselben nach Entfärbung in Alkohol direct, oder nachdem man sie gekocht oder mit Chloralhydrat behandelt hat, in eine Jodlösung legt; sie färben sich dann, wenn sie Stärke enthielten, fast schwarz, während sie ohne solche nur gelbbraun werden.

Es giebt allerdings eine Anzahl Pflanzen, in deren Chlorophyllscheiben niemals, auch bei günstigen Assimilationsbedingungen, Stärkemehl zu finden ist; so nach Böhm bei Allium, Asphodelus, Orchis, Lactuca sativa, nach Briosi bei Musa und Strelitzia. Die Annahme des Letzteren, dass hier fettes Oel, welches in den Chlorophyllscheiben nachweisbar ist, das Assimilationsproduct sei, ist durch die Versuche Holle's und Godlewski's widerlegt, welche bei Strelitzia und Musa die gewöhnliche Constanz des Gasvolumens bei der Assimilation nachwiesen, was also auch hier auf einen Körper von der Zusammensetzung der Kohlenhydrate deutet. Auch konnte Holle keine Abnahme der Oeltröpfchen in den Chlorophyllscheiben constatiren, selbst wenn er die betreffenden Blätter viele Tage dunkel hielt. Weiter hat Godlewski gezeigt, dass bei Strelitzia und Musa thatsächlich Stärkemehl in den Chlorophyllscheiben erscheint, wenn die Blätter in einer 6—8 % Kohlensäure enthaltenden Luft, also unter sehr günstigen Assimilationsbedingungen sich befinden. A. Meyer hat nun auch nachgewiesen, dass die meisten Blätter, welche wenig oder keine Stärke aufspeichern, dafür relativ viel lösliche reducirende und nicht reducirende

Kohlenhydrate enthalten, und dass bei Verdunkelung die Gesammtmenge derselben ab-, während der Assimilation dagegen zunimmt. Es giebt nach A. MEYER alle Abstufungen von Pflanzen, die bei günstigen Assimilationsbedingungen viel bis wenig Stärke aufspeichern; zu den ersteren gehören die meisten Dicotylen, zu den letzteren die meisten Monocotylen. Aus alledem ist ebenfalls zu schließen, dass Stärke nicht das erste Assimilationsproduct, sondern ein Aufspeicherungsgebilde ist, welches aus dem wirklichen primären Assimilationsproduct bei den einzelnen Pflanzen bald leichter bald schwerer erzeugt wird.

In dem gleichen Sinne ist auch eine Beobachtung zu verwerthen, in welcher BÖHM seinerzeit eine Entkräftung der Annahme, dass die Stärke in den Chlorophyllkörpern aus Kohlensäure entsteht, zu finden glaubte. Derselbe zeigte, dass, wenn man Blätter, die durch Verdunkelung entstärkt worden sind, auf Zuckerlösungen legt oder die letzteren durch die Wurzeln von der Pflanze aufsaugen lässt, in den Chlorophyllkörpern Stärkemehl entsteht. A. MEYER fand, dass dies in der That mit folgenden Stoffen gelingt: Rohrzucker, Dextrose, Levulose, Maltose, aber nicht mit Milchzucker, Melitose, Inosit; ferner dass bei Oleaceenblättern dies auch mit Mannit, einem Körper, der von Natur in den Blättern dieser Pflanzen vorkommt, bei Evonymus auch mit Dulcit, bei Cacalia auch mit Glycerin gelingt. SAPOSCHNIKOFF, der dieses mit Rohrzucker wiederholte und bestätigte, fand übrigens, dass panachirte Blätter dabei auch in den farblosen Zellen in gleichem Maße, wie in den grünen Stärke bilden. LAURENT gelang dies mit grünen Kartoffeltrieben, welche vorher durch Verdunkelung entstärkt worden waren, wenn er Lösungen von Glycerin, Dextrose, Levulose, Galactose, Saccharose, Lactose, Maltose verwendete. Später hat BÖHM gefunden, dass Blätter, auch ohne dass ihnen besondere stärkebildende Stoffe von außen zugeführt werden, im Dunkeln und in kohlensäurefreier Luft Stärke bilden können, und dass dies namentlich bei verletzten Blättern der Fall ist. Alle diese Beobachtungen beweisen freilich, dass Stärkebildung in der Pflanze nicht nothwendig als ein Zeichen stattfindender Assimilation angesehen werden darf, aber sie stehen nicht in Widerspruch damit, dass auch im normalen Verlaufe der Assimilation das Stärkemehl das Endglied einer Reihe von Verbindungen ist, welche successiv aus Kohlensäure entstehen, dass wir also die Stärke in den Chlorophyllkörpern als Assimilationsproduct in den Fällen ansprechen können, wo solche nur dann entsteht, wenn wir die Bedingungen der Assimilation eintreten lassen.

Es sind auch Hypothesen aufgestellt worden, nach denen andere Körper als Kohlenhydrate das erste Assimilationsproduct sein würden. LIEBIG nahm an, dass durch allmähliche Reduction aus Kohlensäure zunächst organische Säuren, und aus diesen weiterhin Kohlenhydrate gebildet werden. GERLAND und SACHSSE sahen das Chlorophyll selbst als das erste Assimilationsproduct an und ließen es in dem Maße immer neu entstehen, als es in weitere Stoffwechselproducte sich umsetze. Für keine diesen Hypothesen sind stichhaltige Gründe vorgebracht worden. Von PRINGSHEIM wurde ein aus den Chlorophyllkörpern durch Einwirkung von Salzsäure und anderen Chemikalien sich abscheidender brauner, mit dem Namen Hypochlorin belegter Körper für das erste Assimilationsproduct gehalten. Ich habe jedoch gezeigt, dass dies ein bloßes Umwandlungsproduct des Chlorophyllfarbstoffes ist, welches durch die Einwirkung der Säuren erzeugt wird, wie wir später sehen werden. Endlich ist noch der Hypothese zu gedenken, wonach Aldehyde erste Assimilationsproducte sind. BAYER hat zuerst auf die Möglichkeit hingewiesen, dass unter Reduction von Kohlensäure zunächst Formaldehyd und aus diesem durch Polymerisirung Kohlenhydrate entstehen. Diese Hypothese würde also mit der Constanz der Gasvolumina im Einklange sein, wie aus der Gleichung ersichtlich:

$$CO_2 + H_2O = O_2 + CH_2O$$

(Formaldehyd).

REINKE vermochte auch in chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen aldehydartige Substanzen nachzuweisen, die flüchtig sind und starkes Reductionsvermögen besitzen, also Formaldehyd sein könnten, und welche er in chlorophyllfreien Pflanzen nicht

auffand. Und Löw ist es geglückt, aus dem Aldehyd der Ameisensäure und aus Kalkmilch künstlich einen wahren Zucker, die Formose, von der Formel $C_6 H_{12} O_6$ herzustellen.

Literatur. Pristley, Philosophical Transactions 1772. Bd. 62. pag. 168. — Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen. Wien 1786. — Senebier, Physikalisch-chemische Abhandlungen über den Einfluss des Sonnenlichtes. Leipzig 1785. I. pag. 91 ff. — Physiologie végétale. Genf 1800. IV. pag. 36. — Saussure, Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804. (Deutsch in Ostwald's Klass. d. exakt. Wiss. Nr. 15 und 16.). — Daubeny, On the action of light etc. Philosoph. Transact. London 1836. I. pag. 149. — De Candolle, Pflanzenphysiologie. Stuttgart 1833. I. pag. 102. — Draper, Ann. des sc. nat. 1857. VII. pag. 160. — Cloez und Gratiolet, Botan. Zeitg. 1851. pag. 52. — Boussingault, Die Landwirthschaft, übers. von Gräger; 2. Aufl. Halle 1851. I., III. und IV. — Ann. des sc. nat. V. sér. 1864. pag. 315 und 1869. pag. 337. — Ann. de chim. et de phys. III. sér. 1862. pag. 385 und IV. sér. 1868. pag. 282. — Corenwinder, Compt. rend. 1863. Bd. 57. pag. 268. — Cloez, Compt. rend. 1863. Bd. 57. pag. 834. — Böhm, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1857. pag. 500. Landwirthsch. Versuchsstationen. 1879. pag. 124. — Botan. Zeitg. 1883. pag. 33. — Botan. Centralblatt. 37. 1889. pag. 193. — Sachs, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeitg. 1862. pag. 365. — Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen. Botan. Zeitg. 1864. pag. 353. — Ernährungsthätigkeit der Blätter. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. III. — N. J. C. Müller, Botanische Untersuchungen. Heidelberg 1872. pag. 3 u. 1876. pag. 383. — Cailletet, Compt. rend. 1871. Bd. 73. pag. 1476. — Pfeffer, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1871. I. pag. 1. — Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 211. — Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1873. pag. 784. — Moll, Landw. Jahrb. 1877. pag. 329 und Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1878. pag. 105. — Heinrich, Landwirthsch. Versuchsstationen 1871. pag. 136. — Böhm, Bildung von Sauerstoff durch grüne Landpflanzen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 66. 1872. — Godlewski, Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. 1873. I. pag. 343. — Regnard, Bull. de la soc. bot. de France. T. 28. — Godlewski, Flora 1873. — Famintzin, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI. pag. 34. — G. Kraus, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. pag. 511. — Briosi, Botan. Zeitg. 1873. pag. 529. — Bayer, Berichte d. chem. Gesellsch. 1870. pag. 66. — Gerland, Ann. d. Chem. u. Phys. 1871. pag. 610 u. 1873. pag. 99. — Sachsse, Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe etc. Leipzig 1877. pag. 61. — Weber, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1879. II. pag. 346. — Cuboni, Ricerche sulla formazione del l'amido nelle foglie delle vite. Refer. in Botan. Centralbl. 1885. XXII. pag. 47. — Timiriazeff, Compt. rend. 1885. Bd. 100. Nr. 12. — Hassack, Verhältniss von Pflanzen zu Bikarbonaten. Untersuch. aus dem bot. Inst. Tübingen II. pag. 465. — Reinke, Ueber aldehydartige Substanzen in chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1881. pag. 2144. — Theoretisches zum Assimilationsproblem. Botan. Zeitg. 1882. pag. 289. — Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Botan. Zeitg. 1883. pag. 697 u. 1884. Nr. 1. — Bonnier und Mangin, Compt. rend. 1886. Nr. 2. — A. Meyer, Assimilationsproducte der Laubblätter. Botan. Zeitg. 1885. Nr. 27. — Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten etc. Daselbst 1886. Nr. 5. — Schimper, Bildung u. Wanderung der Kohlenhydrate in den Laubblättern. Botan. Zeitg. 1885. Nr. 47. — Löw, Ueber Assimilation. Botan. Centralbl. 1886. XXV. pag. 385. — Kreusler, Landwirth. Jahrb. 1887. pag. 711. — Saposchnikoff, Stärkebildung aus Zucker in den Laubblättern. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 258. — Jodin, Études sur la chlorophyll. Compt. rend. 1886. Bd. 102. pag. 264. — Laurent, Bull. de la soc. bot. de Belgique. XXVI. pag. 243. — Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1879 u. 1881. — Tageblatt der Versamml. deutscher Naturforscher. Berlin 1886. — Ueber Inanition der grünen Zelle etc. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 294. — Ueber Sauerstoffabgabe der Pflanzen im Mikrospectrum. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1886. — Detlefsen, Die Lichtabsorption in assimilirenden Blättern. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. III.

Heft 4. — ENGELMANN, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung. Botan. Zeitg. 1881. pag. 441 u. 1882. Nr. 26. — Farbe und Assimilation. Botan. Zeitg. 1883. pag. 1 u. 1887. pag. 393. — Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Botan. Zeitg. 1888. pag. 661. — HÜPPE, Chlorophyllwirkung chlorophyllfreier Pflanzen. Tageblatt d. Naturf. Versammlung. Wiesbaden 1887. pag. 244. — WINOGRADSKY, Recherches sur les organismes de la nitrification. Ann. d. l'Instit. Pasteur 1890.

B. Die Ernährung mit organischen Kohlenstoffverbindungen.

§ 76. Kohlenstoff ist auf der Welt auch in Form von organischen Verbindungen reichlich vorhanden, solche bilden ja den Hauptbestandtheil der lebenden Körper, der Leichen derselben und deren Zersetzungsproducte, sowie der vielerlei Kunstproducte, die aus lebenden Körpern dargestellt werden. In der That können die Pflanzen auch aus diesen Quellen Kohlenstoff erwerben. Dies geschieht nun im Pflanzenreiche auf verschiedene Arten, die sich folgendermaßen charakterisiren lassen.

a. Saprophytismus. So nennen wir generell jede Ernährung aus leblosem organischem Material, wobei die Pflanze derlei Verbindungen aus ihrer Unterlage, auf oder in welcher sie wächst, aufsaugt. Da es sich hier vorwiegend um in Zersetzung begriffene, faulende oder verwesende organische Stoffe handelt, so bezeichnet man diese Ernährungsweise mit dem obigen Ausdruck, und nennt solche Pflanzen generell Fäulnissbewohner oder Saprophyten. Es gehören hierher also alle Pflanzen, welche auf thierischen oder pflanzlichen Leichen, sowie auf allerhand faulenden oder verwesenden Natur- oder Kunstproducten wachsen, auch solche, welche aus animalischen Excrementen Nahrung ziehen, desgleichen diejenigen, für welche der Humus, d. s. die kohlen- und stickstoffhaltigen organischen Verbindungen des Humusbodens, die aus den im Boden sich zersetzenden Pflanzentrümmern herstammen, ein directes Nahrungsmittel ist und die wir als Humusbewohner oder Humuszehrer bezeichnen. Schließlich müssen hierher auch alle diejenigen Fälle gerechnet werden, wo Pflanzen bestimmte organische Verbindungen als Nahrung aufnehmen, auch wenn dieselben dabei nicht gerade der Fäulniss unterworfen sind, wie bei den Pflanzen, die wir mit Zucker oder anderen organischen stickstofffreien wie stickstoffhaltigen Verbindungen ernähren können, gleichgültig ob dabei eigentliche Gährungen stattfinden oder nicht. Wir begreifen, dass nach dieser Begriffsbestimmung der Saprophytismus sehr weit im Pflanzenreiche verbreitet sein kann, insbesondere wenn wir bedenken, dass dabei gleichzeitig auch Ernährung aus Kohlensäure durch Chlorophyllwirkung bestehen kann.

Die Saprophyten gliedern sich nun wieder nach der Art, wie sie das organische Nährmaterial erwerben, in autotrophe und in heterotrophe Pflanzen, von denen schon einmal im § 71 die Rede war. Mit dem ersteren Ausdrucke bezeichne ich diejenigen, welche mit eigenen Ernährungsorganen derartige Nahrung aufzunehmen und zu assimiliren vermögen, wie alle saprophyten und humusbewohnenden Pilze, sowie viele

durch unverpilzte Wurzeln sich ernährende humus- und dungliebende Phanerogamen. Zu den anderen gehören diejenigen phanerogamen Humusbewohner, deren Wurzeln als ectotrophe Mykorhizen entwickelt sind (§ 35), d. h. welche mit humuszehrenden Pilzen in Symbiose leben und durch Vermittlung dieser Pilze ihre Nahrung zugeführt erhalten.

b. Parasitismus. Eine andere Gelegenheit, organische Nahrungsstoffe zu erwerben, bieten die Körper lebender Thiere und Pflanzen. Es giebt eine große Anzahl Vegetabilien unter den Pilzen wie unter den Phanerogamen, deren Lebensweise auf Ernährung aus diesen Quellen berechnet ist, indem sie auf oder in lebenden Thier- oder Pflanzenkörpern wachsen, und die man Schmarotzerpflanzen oder Parasiten nennt (S. 255). Der lebendige Organismus, welcher von ihnen befallen wird, heißt der Wirth oder die Nährpflanze, bez. das Nährthier, und je nachdem unterscheiden wir pflanzenbewohnende und thierbewohnende Schmarotzer. Beim Parasitismus bringt es die ganze Lebensweise mit sich, dass nicht bloß kohlenstoffhaltige Verbindungen, sondern auch der Stickstoff sowie die nothwendigen Aschenbestandtheile in Form organischer Säfte aus dem Körper des Wirthes entlehnt werden. Die Folgen für den letzteren geben sich in der Regel als Krankheiten zu erkennen.

c. Verdauung von Pilzen. Viele höhere Pflanzen lassen in ihre unterirdischen Theile, besonders in die Wurzeln (Mykorhizen) oder in eigenthümliche zu diesem Zwecke sich bildende Organe (Mykodomatien) Pilze aus dem Erdboden einwandern und wahrscheinlich mit Hülfe von Nahrungsmaterial, welches diese Pilze selbst aus der Umgebung erwerben, zu ansehnlicher Entwickelung kommen, um dieselben dann durch eine vom Protoplasma der betreffenden pilzhaltigen Zellen ausgehende Verdauungswirkung aufzuzehren, wobei die verdaulichen Bestandtheile dieser Pilze zur Ernährung der Pflanze verwerthet werden, wie ich schon S. 207 kurz geschildert habe. Auch hierbei gewinnt die Pflanze nicht bloß kohlenstoff- sondern auch stickstoffhaltiges Material, und gerade auf das letztere dürfte es hierbei hauptsächlich abgesehen sein. Aus welchen Quellen hier die betreffenden Pilze, die schließlich der Pflanze zum Opfer fallen, ihre Nahrung entlehnen, ist noch nicht genügend erforscht. Zum Theil handelt es sich aber auch hier wieder um humuszehrende Pilze, und die Pflanzen, die mit ihnen in Symbiose leben, sind ausgeprägte Humuspflanzen. Wir sehen hieraus, dass mit der Bezeichnung Humusbewohner noch nichts Näheres über den physiologischen Modus der Nahrungserwerbung ausgesagt ist, indem die Humusbewohner theils unter c, theils unter a gehören.

d. Verdauung von Insecten. Eine nur wenige Pflanzen verliehene Fähigkeit, organisches Nahrungsmaterial zu erwerben, besteht in der Verdauung von Insecten, welche von diesen Pflanzen durch eigenthümliche Einrichtungen gefangen und festgehalten werden, wobei durch verdauende Secrete die verdaulichen Bestandtheile, hauptsächlich Eiweißstoffe dieser Insectenleiber von der Pflanze resorbirt werden (S. 162).

Im Allgemeinen ist noch hinzuzufügen, dass die hier charakterisirten Ernährungsarten bei manchen Pflanzen obligatorisch, bei anderen nur facultativ sind; d. h. es giebt Pflanzen, welche solche organische Nahrungsstoffe nicht entbehren können, und es giebt andere, welche diese Ernährungsweise ausüben, wenn Gelegenheit dazu ist, sie aber auch entbehren können und lediglich mittelst der Chlorophyllwirkung den nöthigen Kohlenstoff aus der Kohlensäure zu erwerben vermögen. Der letztere Fall dürfte für eine sehr große Anzahl von Pflanzen zutreffen, wo die unter a und c genannten Ernährungsformen facultativ sind; auch die unter d scheint immer nur facultativ zu sein. Dass dabei der Besitz von Chlorophyll maßgebend ist, ist selbstverständlich. Und andererseits muss das Fehlen oder ein ungenügender Gehalt an Chlorophyll die Ernährung aus organischen Kohlenstoffverbindungen obligatorisch machen, allerdings mit der oben erwähnten Ausnahme, dass von einigen Pilzen Ernährung aus kohlensauren Salzen bekannt ist. Aber man wird nicht den Satz umkehren und sagen dürfen, dass der Besitz normaler chlorophyllführender Blätter überall die Ernährung mit organischen Verbindungen entbehrlich macht. Denn wir kennen unter den echten Parasiten viele, welche grüne Laubblätter besitzen, und viele Humusbewohner mit ebensolchen Blättern dürften ohne Humus nicht zu gedeihlicher Entwickelung kommen. Freilich ist dabei noch unentschieden, welches specielle Bedürfniss hier die Ernährung aus organischen Verbindungen obligatorisch macht, ob es der Kohlenstoff oder nicht vielmehr der Stickstoff ist, der hier in organischer Form beansprucht wird. Alle diese Fragen harren meistens noch der Beantwortung.

Im Folgenden wollen wir die hier aufgestellten Ernährungsmodalitäten, welche naturgemäß immer mit ganz bestimmten biologischen Anpassungen verknüpft sind, näher kennen lernen.

I. Die Saprophyten.

A. Autotrophe.

1. Die saprophyten Pilze. Soweit die Pilze nicht zu den Parasiten gehören, sind sie Saprophyten im weitesten Sinne des Wortes. Sie kommen in der Natur nur auf solchen Substraten vor, wo sie organische Verbindungen finden, und lassen sich auch nur auf solchen cultiviren. So giebt es zahlreiche humusbewohnende Pilze, zu denen namentlich die größeren Wald- und Wiesenschwämme gehören, deren Mycelium im Humus wuchert und aus diesem sich ernährt; ferner die kothbewohnenden Schwämme, die auf Excrementen, Düngerplätzen und dergl. gedeihen oder wie der Champignon auf Pferdedung cultivirt werden; eine Menge kleiner Pilze, die sich fast auf allen im Freien verwesenden Pflanzentheilen ansiedeln; ebenso die Schimmelpilze, welche behufs ihrer Ernährung auf organische Natur- oder Kunstproducte wie Obst, Brod, Käse, Fleischwaaren etc. angewiesen sind; demnächst die Sprosspilze, welche aus gährenden zuckerhaltigen Flüssigkeiten, und endlich die Fäulnissbacterien, welche aus faulenden organischen Substanzen ihre Nahrung entlehnen. Von diesen Pilzen ist experimentell erwiesen, dass sie keine Kohlensäure aufnehmen und assimiliren, was ja bei dem Mangel des Chlorophylls bei diesen Pflanzen nicht anders zu erwarten ist; diese Pilze sind daher gezwungen, ihre Nahrung in Form organischer Verbindungen aufzunehmen, für sie ist der Saprophytismus obligatorisch. Damit mag es wohl auch zusammenhängen, dass gerade diese Pilze unter allen Pflanzen am geschicktesten sind, organische Körper für ihre Nahrungs-

bedürfnisse zu verwenden. Ihr Mycelium, welches sich immer in dem nahrungshaltigen Substrate ausbreitet, nimmt nicht nur gelöste organische Stoffe mit großer Energie auf, sondern ist vielfach auch befähigt, feste organische Körper, in deren Berührung es sich befindet, zu lösen und sie auf die Weise zu durchbohren und zu zertrümmern. Es können also auch feste Nahrungsstoffe von diesen Pilzen gelöst und dadurch aufnehmbar gemacht werden. So werden Stärkekörner von Myceliumfäden verschiedener Schimmelpilze zerfressen; die auf Holz wachsenden Pilze durchbohren die dicken Zellwände der Holzgewebe nach allen Richtungen; ebenso arbeiten die in allerhand abgestorbenen Pflanzentheilen wachsenden Pilzmycelien, sowie die den Humus regelmäßig in reicher Menge durchwuchernden Mycelien an der Zertrümmerung dieser festen Körper. Die Zerstörungen, welche diese Pilze anrichten, hängen also mit ihrer Ernährungsthätigkeit zusammen. Den Chemismus dieser auflösenden Wirkungen der Pilze auf ihr Substrat kennen wir freilich noch nicht näher.

Es ist schon vielfach geglückt, Pilze mit bestimmten einzelnen organischen Verbindungen zu ernähren. Solche Versuche wurden zuerst von Pasteur, in neuerer Zeit in ausgedehnterer Form von Nägeli angestellt. Wenn man Pilze in künstlichen Nährlösungen von genau bekannter Zusammensetzung cultiviren will, so müssen natürlich außer den organischen Nährstoffen auch die unentbehrlichen Aschenbestandtheile gegeben werden. Eine vollständige Nährflüssigkeit für Pilze ist z. B. nach Pasteur: 10 g Rohrzucker, 0,1 g weinsaures Ammoniak und Asche von 1 g Hefe auf 100 ccm Wasser; nach Nägeli: 3 g Zucker, 1 g weinsaures Ammoniak, 0,4 g Asche von Erbsen oder Weizenkörnern, mit Phosphorsäure neutralisirt, auf 100 ccm Wasser, oder 1 g Eiweißpepton, 0,2 g Dikaliumphosphat, 0,04 g Magnesiumsulfat, 0,02 g Chlorcalcium. Es hat sich nun gezeigt, dass Schimmelpilze, Sprosspilze und Spaltpilze (Bakterien) ihren Kohlenstoff (beziehendlich auch ihren Stickstoff) einer großen Anzahl von organischen Verbindungen entnehmen können, wenn immer nur einer dieser Körper auf einmal geboten wird. Dieses gilt von sämmtlichen löslichen Kohlenhydraten, Weinsäure, Traubensäure, Bernsteinsäure und anderen organischen Säuren, Glycerin, ferner von Eiweißstoffen, Peptonen, Amiden, Harnstoff, Hippursäure, Harnsäure, Glykokoll, Guanin, Kreatin, Glykosiden, manchen Alkaloiden etc. Selbst giftige und antiseptisch wirkende Stoffe können nach Nägeli in starker Verdünnung von Pilzen als Nahrung aufgenommen werden, wie Alkohol, Carbolsäure, Salicylsäure. Freilich befinden sich unter diesen Stoffen gute und minder gute Nahrungsmittel, unter denen die Pilze auswählen, wenn sie die Wahl haben. Hier ist auch an die Beobachtung Pasteur's zu denken, wonach Schimmelpilze, denen saures traubensaures Ammoniak als einzige organische Nahrungsquelle geboten ist, die eine Componente jener Säure, die optisch rechtsdrehende Weinsäure aufnehmen, die linksdrehende zurücklassen. Die Zuckerarten, Eiweißstoffe, Peptone gehören zu den vorzüglichsten Nährstoffen der Pilze. Darum werden jetzt zur künstlichen Cultur niederer Pilze Gelatine, Fleischextracte, Fruchtdecocte u. dergl. benutzt. Uebrigens können ungünstige Vegetationsbedingungen in solchen Lösungen dadurch zustande kommen, dass in denselben gewisse Veränderungen eintreten bezüglich der Concentration oder Reaction; so begünstigt alkalische Reaction die Spaltpilze, während bei saurer Reaction dieselben andern Pilzen gegenüber meist erliegen.

Literatur. Pasteur, Ann. d. chimie et d. phys. 1860. pag. 323 u. 1862. pag. 106. — Nägeli, Ernährung der niederen Pilze. Sitzungsber. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879. — Laurent, Bull. Soc. botan. de Belgique. XXVII. pag. 127.

2. Die saprophyten höheren Pflanzen. Es kann nicht bezweifelt werden, dass die verschiedensten Phanerogamen autotroph gewisse organische Verbindungen als Nahrung verwerthen können; nur ist bei diesen mit Chlorophyll versehenen Pflanzen diese Ernährungsweise nicht obligatorisch, sondern nur facultativ. Man weiß zunächst von einer ganzen Reihe stickstoffhaltiger organischer Verbindungen, wie Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Glykokoll, Kreatin, Guanin, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Acetamid, dass sie von Pflanzen aufgenommen und verarbeitet werden können; es sind dies zwar in erster Linie stickstoffliefernde Nahrungsmittel, die wir

beim Stickstoff näher kennen lernen werden, allein es ist sehr wahrscheinlich, dass bei der Assimilation dieser Verbindungen, die ja zugleich Kohlenstoff enthalten, auch der letztere für die Pflanze wenigstens theilweise mit gewonnen wird. Diese Verbindungen haben aber eine praktische Bedeutung für die Pflanzenernährung, da mehrere derselben die Hauptbestandtheile des animalischen Dung darstellen, solange derselbe noch nicht vollständig zersetzt ist. Auch an die oben erwähnte (S. 546) Beobachtung dürfte hier zu denken sein, dass, wenn grüne Blätter auf Zuckerlösungen gelegt oder Pflanzen mit den Wurzeln in solche gesetzt werden, in den Chlorophyllscheiben daraus Stärkemehl gebildet werden kann. Als organische Nährstoffe der Pflanzen müssen hier auch die Humusverbindungen genannt werden. In chemischer Hinsicht ist der Humus noch sehr ungenügend bekannt; seit MULDER hat man zwar eine Reihe bestimmter organischer Verbindungen von verschiedener Zusammensetzung und Löslichkeit daraus isolirt, die alle sehr kohlenstoffreich sind; aber schon die mikroskopische Prüfung des Humus lehrt uns, dass darin auch viele unlösliche Substanz in Form von noch mehr oder weniger erhaltenen vegetabilischen Zellgeweben, also von chemisch sehr heterogenem Charakter enthalten ist, abgesehen von den vielen lebenden Pilzfäden der humusbewohnenden Pilze, welche in keinem Humusboden fehlen. Der Humus enthält auch etwas Stickstoff, der wahrscheinlich zum Theil wenigstens in nicht näher bekannten organischen Verbindungen vorhanden ist. Endlich finden sich darin auch unverbrennliche Stoffe, die offenbar von den Aschenbestandtheilen der Pflanzentheile herrühren, die den Humus geliefert haben. Wir bezeichnen als Humus einen Boden, der nur aus humificirten Pflanzenresten zusammengesetzt ist; dazu gehört auch der Moorboden, der sich dadurch unterscheidet, dass die Humification in Folge stagnirender Nässe bei mangelhaftem Luftzutritt erfolgt. Ein Boden, der aus mineralischen Bestandtheilen und aus Humus gemengt ist, wird Dammerde genannt. Diejenigen Pflanzen, welche auf solchen Bodenarten ihren natürlichen Standort haben, sind oben als Humusbewohner bezeichnet worden. Allein von allen diesen haben wir an dieser Stelle nur mit denjenigen zu thun, welche autotroph sich ernähren; die meisten, namentlich die perennirenden leben mit Pilzen in Symbiose und finden erst weiter unten ihre Stelle. Autotroph sind die meisten einjährigen Pflanzen, wozu also die meisten unserer landwirthschaftlichen und gärtnerischen Culturpflanzen gehören. Dass diese nun auf humushaltigen Böden in ihrer Ernährung begünstigt werden im Vergleich mit ihrer Cultur auf humuslosen Bodenarten, ist eine unbestreitbare Thatsache. Aber dies würde noch nicht beweisen, dass dies den organischen Humusverbindungen und nicht etwa den Aschebestandtheilen oder den anorganischen Zersetzungsproducten des Humus zuzuschreiben ist, wie ja doch LIEBIG in der That der THAER'schen Humustheorie die andere Theorie gegenüber stellte, dass der Humus nur durch seine letzten Zersetzungsproducte, Kohlensäure, Ammoniak, Salpetersäure, für die Pflanzenernährung in Betracht komme (S. 530). Nun ist allerdings auch durch die Versuche von DETMER, GRANDEAU und SIMON nachgewiesen worden, dass Humuslösungen schwierig durch Diosmose in Pflanzenzellen eindringen; doch ist darauf wenig Werth zu legen, denn erstens lässt sich von vielen Stoffen, die in die lebenden Pflanzenzellen ihren Weg finden, die Diosmose nicht unmittelbar nachweisen, und zweitens sind die Wurzelhaare mit den kleinen festen Partikeln des Humus in derselben Weise verwachsen, wie wir es oben (S. 153) hinsichtlich der mineralischen Bodentheilchen kennen gelernt haben, so dass die direct auflösenden Wirkungen, welche die Wurzeln ausüben (S. 526), auch an den ungelösten Humusbestandtheilen zum Ausdrucke kommen können. Bei den Rhinanthaceen verwachsen die an den Wurzeln vorkommenden Haustorien nicht immer bloß, wie wir unten sehen werden, behufs parasitischer Ernährung mit lebenden Wurzeln anderer Pflanzen, sondern auch, wie KOCH gezeigt hat, mit todten Pflanzentrümmern, so dass sie also augenscheinlich auch zu saprophyter Ernährung aus Humus geschickt sind. Von TH. HARTIG, SAUSSURE, UNGER, WIEGMANN und TRINCHINETTI sind Versuche gemacht worden, chlorophyllhaltige Pflanzen mit künstlichen Humuslösungen (in Wasser, meist mit kohlensaurem Kali zu ernähren; dieselben haben im günstigsten Falle ein theilweises Verschwinden der

gelösten Humuskörper aus der Flüssigkeit in Folge einer Absorption durch die Wurzeln, aber eine wirklich productive Wirkung des Humus nicht ergeben. Für die letztere scheinen aber folgende von mir angestellte Versuche zu sprechen. Wenn Humus- oder Moorboden einige Stunden mit Wasserdampf von 100° C. behandelt worden ist, so entwickeln sich darin Pflanzen, wie Hafer, Rüben, Lupinen, weit besser, als in dem gleichen Quantum desselben nicht so behandelten Bodens unter im übrigen ganz gleichen Verhältnissen. So ergaben z. B. je 4 Lupinenpflanzen 55 g Erntegewicht in dem einen, 15,5 g im anderem Falle, je 5 Haferpflanzen 40,3 g, 18 blühende Halme, 597 Körner in dem einen, 24,2 g, 8 blühende Halme, 272 Körner in dem anderen Falle. Die Wirkung scheint darauf zu beruhen, dass durch den heißen Wasserdampf ein Theil der Humussubstanzen für die Pflanzen leichter aufnehmbar gemacht, gewissermaßen aufgeschlossen wird. Von gleichen Quantitäten unveränderten und heiß behandelten Bodens giebt nämlich der letztere an Wasser weit mehr lösliche Bestandtheile ab; z. B. erhielt ich aus 30 g Moorboden mit 2 l Wasser extrahirt, wenn er heiß behandelt war, 0,2680 g Lösliches (0,1860 organische Substanz, 0,0820 g Asche), dagegen wenn er nicht behandelt war, 0,1094 Lösliches (0,0600 g organische Substanz, 0,0494 g Asche). Man könnte nun immer noch annehmen, dass hierbei die anorganischen Bestandtheile von Wirkung sind. Macht man aber denselben Culturversuch mit humuslosem Boden, so tritt keine Beförderung der Pflanzenentwickelung nach jener Behandlung hervor. Von zwei parallelen Culturen von Hafer in humuslosem Sand habe ich die einen mit einem Humusextract, die anderen nur mit der in Wasser aufgelösten Asche eines ebensolchen gleichgroßen Humusextractes begossen. Diejenigen, welche den Humusextract in organischer Form bekamen, lieferten 27,5 g, die, welche nur die Aschebestandtheile davon erhielten, 10,1 g Erntegewicht. Freilich ist aus diesen Versuchen noch immer nicht zu erkennen, ob dabei der organische Kohlenstoff oder mehr der organische Stickstoff des Humus das Entscheidende ist, denn zum Theil geht auch dieser beim Veraschen des Humus verloren.

Literatur. Th. Hartig, cit. in Liebig, Chemie 1840. pag. 192. — Saussure, Ann. d. Chem. u. Pharm. 1842. pag. 275. — Unger, Flora 1842. pag. 241. — Wiegmann, Botan. Zeitg. 1843. pag. 801. — Trinchinetti, Daselbst. 1845. pag. 112. — Grandeau, Compt. rend. 1872. Bd. 74. pag. 988. — Detmer, Landw. Versuchsstationen 1871. pag. 279 u. 1872. pag. 285. — Simon, Daselbst 1875. pag. 470. — Koch, Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 350. — Frank, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin 1890. pag. 134. — Acton, The Assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds. Proc. R. Soc. London 1890. pag. 118.

B. Heterotrophe. Nur bei Phanerogamen kommt dasjenige Ernährungsverhältniss vor, wobei den Wurzeln durch Vermittelung von Pilzen organische Verbindungen als Nahrungsmittel zugeführt werden. Es sind dies wahrscheinlich sämmtliche Fälle, wo ectotrophe Mykorhizen auftreten. Da wir die letzteren schon oben S. 260 näher besprochen haben, so soll hier auf jene Darstellung verwiesen werden. Alle bisher bekannt gewordenen Pflanzen mit ectotrophen Mykorhizen können als Humusbewohner bezeichnet werden, und der Dienst, den ihnen ihre Wurzelpilze leisten, wird so erst verständlich, zumal wenn wir berücksichtigen, dass der Pilzmantel, mit welchem die Mykorhizen bedeckt sind, von lauter humusbewohnenden Pilzen gebildet wird, also von solchen Organismen, denen der Humus das natürliche Lebenselement ist und welche ohne Zweifel weit energischer die Pflanzentrümmer und Humusbestandtheile verarbeiten können als die Wurzelhaare der höheren Pflanzen, für die sie hier geradezu einen Ersatz bilden. Wir unterscheiden:

1. Chlorophylllose Humusbewohner. Hierher gehört die Familie der Monotropaceae, bei uns vertreten durch Monotropa Hypopitys, eine nicht grüne, nur mit schuppenförmigen Blättern versehene perennirende Pflanze, welche im Humus der Buchen- und Nadelwälder nur mit einem Complex kurzer Mykorhizen wurzelt, die jedoch mit weit in den Humus sich verbreitenden Pilzfäden im Zusammenhange

stehen. Bei dieser chlorophylllosen Pflanze, die aus Kohlensäure keinen Kohlenstoff erwerben kann, ist die Ernährung mit Humus obligatorisch.

2. Chlorophyllhaltige Humusbewohner. Wie ich gezeigt habe, gehören, weil constant mit ectotrophen Mykorhizen versehen, die meisten Coniferen, wenigstens soweit als sie wälderbildende sind, desgleichen die Cupuliferen und verwandte Laubbäume zu denjenigen Pflanzen, welche durch die Pilze des Humusbodens, in welchem diese Bäume wachsen, ernährt werden. Ich verweise auf meine oben, S. 264, erwähnten Versuche, nach welchen die Ernährung durch die Wurzelpilze für diese Bäume jedenfalls von Vortheil, wenn nicht geradezu obligatorisch ist, und es bei dieser Ernährung durch Pilze auf Nutzbarmachung von Humus für die Pflanze abgesehen ist. Freilich geben diese Versuche darüber noch keine Auskunft, auf welche Bestandtheile des Humus speciell es dabei ankommt, ob auch hier wie bei Monotropa durch die Mykorhizen Humuskohlenstoff erworben wird, was ja bei diesen chlorophyllreichen Pflanzen, die mit ihren Blättern aus der Kohlensäure der Luft jenes Element gewinnen können, nicht gerade unbedingt nothwendig erscheint, oder ob es hier vorwiegend auf Wiedergewinnung des im Humus enthaltenen organischen Stickstoffes ankommt. Jedenfalls lässt sich, wie ich gezeigt habe, in frischen, unmittelbar der Erde entnommenen Mykorhizen niemals irgend eine Spur von Nitrat nachweisen. Dies deutet darauf hin, dass stickstoffhaltige Nahrung nicht in Form anorganischer Verbindungen, sondern in organischer Form von den Wurzelpilzen der Pflanze zugeführt wird. — Literatur s. S. 274.

II. Die Parasiten.

A. Parasitische Pilze. Die Mehrzahl der Schmarotzerpflanzen gehört zu den Pilzen, also zu chlorophylllosen Organismen, denen die Ernährung aus organischem Materiale obligatorisch ist. Die niedrigsten Pilze, d. h. die Bakterien, finden sich, soweit sie Parasiten sind, vorzugsweise im Thierkörper, wo sie sich im Blute oder in verschiedenen Organen massenhaft vermehren. Die echten Pilze, welche ein aus zusammenhängenden fadenförmigen Zellen bestehendes Ernährungsorgan, ein Mycelium, besitzen, legen dasselbe immer in zweckentsprechender Weise in denjenigen Organen des Wirthes an, aus welchen sie ihre Nahrung entlehnen müssen. Die pflanzenbewohnenden Schmarotzerpilze zerfallen in epiphyte und endophyte Parasiten. Bei den ersteren entwickelt sich das Mycelium nur an der äußeren Oberfläche der Nährpflanze; es überzieht die Epidermis, sendet allerdings in die Zellen der letzteren kleine, seitlich aus den Myceliumfäden getriebene blasige Fortsätze (Haustorien), die wohl hauptsächlich zur Nahrungsaufnahme dienen. Hierher gehören die Erysipheen. Die weitaus größte Mehrzahl der Schmarotzerpilze ist endophyt; das Mycelium befindet sich im Innern des Pflanzenkörpers. Hier keimt die Pilzspore auch auf der Oberfläche des Pflanzentheiles; aber der wachsende Keimschlauch dringt, entweder durch die Spaltöffnungen eintretend oder die Membran der Epidermiszelle durchbohrend, nach den inneren Geweben vor, um sich dort zum Mycelium zu entwickeln. Die Fäden der endophyten Mycelien wachsen bei manchen Pilzen nur zwischen den Zellen der Nährpflanze, dieselben oft reichlich umklammernd und auf diese Weise aussaugend; bei anderen Pilzen dringen sie auch ins Innere dieser Zellen ein, ihre Membranen durchbohrend und schließlich auflösend, das Innere der Zellen erfüllend und so mehr oder weniger das ganze Gewebe zerstörend. Die Fruchtträger, welche zuletzt diese Pilze entwickeln, um Sporen zu ihrer Vermehrung zu erzeugen, bilden sich bald im Inneren des befallenen Körpers, bald treten sie an dessen Oberfläche in ihren verschiedenen typischen Formen hervor. Jede Schmarotzerpilzart ist in der Regel nur auf eine oder wenige bestimmte Nährpflanzenspecies angewiesen und pflegt hier auch immer bestimmte Theile des Wirthes, bald Wurzeln oder andere unterirdische Organe, bald Blätter und Stengel, bald auch Blüthen oder Früchte zu befallen. Nach allen diesen Momenten ist die Erscheinungsweise der parasitischen Pilze und der Krankheiten, die sie veranlassen, sehr mannigfaltig. Die Brandpilze, Rostpilze, die Peronosporeen, viele Ascomyceten sind endophyte Parasiten. Thierbewohnende Schmarotzer giebt es unter den echten Pilzen wenige; sie dringen entweder auch ins Innere des Thierleibes oder siedeln sich auf

oder in der Oberhaut, im Epithel etc. an. Die speciellere Betrachtung dieser Verhältnisse gehört in die Morphologie der Pilze.

Von physiologischem Interesse ist aber noch der Umstand, dass bei den Pilzen der Parasitismus vielfach nicht obligatorisch ist, mit anderen Worten: viele dieser Pilze lassen sich auch als Saprophyten künstlich auf denjenigen Substraten cultiviren, die wir oben für die Cultur der saprophyten Pilze genannt haben. Besonders mit den pathogenen Bakterien scheint dies allgemein möglich zu sein und wird jetzt erfolgreich in der Pathologie ausgeführt. Auch unter den pflanzen- und thierbewohnenden echten Pilzen sind schon viele derartige Fälle, namentlich durch de Bary und Brefeld bekannt geworden, so z. B. bei der insektenbewohnenden Cordyceps militaris und unter den pflanzenbewohnenden, namentlich bei den parasitischen Peziza-Arten, bei Agaricus melleus. B. Meyer konnte bei einer speciell auf diese Frage gerichteten Untersuchung in meinem Institute auch einige andere parasitische Ascomyceten, z. B. eine Ramulariaform bis zur Conidenbildung, den Mutterkornpilz (Claviceps purpurea) bis zur Sphaceliabildung auf lebloser Unterlage erziehen; dagegen erwiesen sich andere Pilze als strenge Parasiten; bei ihnen ist es noch nie gelungen, sie anders als auf ihrem lebenden Substrate zu voller Entwickelung zu bringen. Die Peronosporeen, Brand- und Rostpilze gehören hierher.

Bei vielen pflanzenbewohnenden Schmarotzerpilzen tritt in gewisser Entwickelungsperiode ein Wechsel zwischen parasitischer und saprophyter Ernährung ein: anfangs auf lebenden Blättern, Stengeln u. dergl. parasitisch lebend, erreichen sie den Abschluss ihrer Entwickelung und die Ausbildung ihrer vollkommenen Fructification erst nach dem Tode dieser Organe, aus denen sie dann saprophyt Nahrung ziehen. Viele Pyrenomyceten und Discomyceten verhalten sich in dieser Weise. —

Umgekehrt ist es vielleicht einer allerdings sehr beschränkten Anzahl echter saprophyter Pilze möglich, gelegentlich parasitischen Charakter anzunehmen. Gewöhnliche Schimmelpilze, wie Aspergillus- und Penicillium-Formen, treten manchmal auf lebenden thierischen, bezw. pflanzlichen Organen pathogen auf. Freilich ist in solchen Fällen noch der Einwand möglich, dass diese Pilze erst secundär aufgetreten sind oder dass nur die Zersetzungsproducte, die sie an bereits todter Substanz erzeugen, tödtlich auf lebende Zellen einwirken.

Literatur. De Bary, Vergleichende Morphologie der Pilze etc. Leipzig 1884. — Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig 1877. III. pag. 154 u. Botan. Zeitg. 1876. pag. 265. — B. Meyer, Untersuchung über die Entwickelung einiger parasitischer Pilze bei saprophytischer Ernährung. Landwirthsch. Jahrb. Bd. 17. 1888. pag. 915.

B. Parasitische Phanerogamen.

1. Chlorophylllose Parasiten. Die hierher gehörigen Phanerogamen enthalten entweder gar kein Chlorophyll oder nur so geringe Mengen davon, dass sie keine eigentlich grüne Farbe zur Schau tragen. Grüne Laubblätter, welche Kohlensäure zu assimiliren vermöchten, fehlen hier. Die Stengel dieser Pflanzen besitzen höchstens rudimentäre schuppenförmige Blattgebilde, wohl aber normale Blüthen und Früchte. Ihre Nahrung ziehen sie gänzlich, d. h. sowohl die assimilirten organischen Verbindungen, als auch die Aschenbestandtheile aus anderen phanerogamen Pflanzen, mit denen sie meist so verwachsen sind, dass sie selbst eigener Wurzeln im Boden entbehren. Es sind ganze Pflanzenfamilien, welche durch diese Ernährungsweise charakterisirt sind.

a. Die Cuscutaceen, Schlingpflanzen mit fadendünnen, bleichen oder röthlichen, blattlosen Stengeln, welche nicht am Boden wurzeln, sondern nur um ihre Nährpflanzen (bei uns besonders Cuscuta europaea auf Nesseln, Hopfen und vielen anderen Kräutern, C. epithymum auf Klee etc., C. epilinum auf Flachs) gewunden sind. Mit diesen stehen sie in organischem Verbande: an der dem Wirth anliegenden Seite der Stengelwindungen entstehen durch Auswachsen der Epidermis- und Rindenzellen kleine Wärzchen, Haustorien genannt, welche sich fest an den Nährstengel anpressen. Dann entsteht in dem Wärzchen erst der eigentliche Saugfortsatz,

der als eine reducirte Wurzelbildung zu betrachten ist; wie eine Wurzelanlage an dem Gefaßbündel des Cuscuta-Stengels entspringend wächst sie in ein Bündel von Reihen gestreckter Zellen aus, welche die Rinde der Cuscuta, dann die Rinde des Nährstengels durchbrechen und bis an den Holzkörper des letzteren vordringen, an welchen sich die Zellenreihen ansetzen; dabei können sich die letzteren sogar als vereinzelte Fäden isoliren. Sie leiten das nöthige Wasser und die Nährstoffe aus dem Gewebe des Wirthes in den Cuscuta-Stengel über. In der Axe des Haustoriums ist auch nach Art einer Wurzel ein centraler Gefäßbündelstrang vorhanden, dessen Gefäße sich einerseits an diejenigen des Nährstengels, andererseits an diejenigen des eigenen Stengels ansetzen (Fig. 219). Durch eine in meinem Institute von Temme angestellte Untersuchung ist nicht nur spektroskopisch das Vorhandensein kleiner Mengen von Chlorophyll in Cuscuta europaea, sondern mittelst des Versuches mit rauchendem Phosphor auch die Ausscheidung von Sauerstoff aus dieser Pflanze im

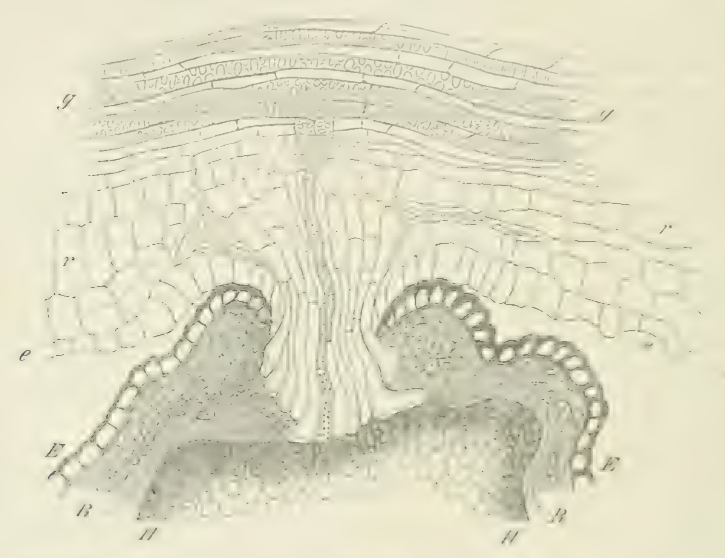


Fig. 219. Haustorium von Cuscuta epilinum aus dem Gefäßbündel *g* unter der Rinde *rr* des Cuscuta-Stengels entspringend; *ee* Epidermis des letzteren. Das Haustorium ist in den im Querschnitt gesehenen Linumstengel eingedrungen, dessen Epidermis *EE* und Rinde *RR* durchbrechend und bis an das Holz *HH* vordringend. Vergrößert. Nach Sachs.

Sonnenlichte nachgewiesen worden. Die Chlorophyllbildung ist also bei diesen Pflanzen, weil des Parasitismus halber entbehrlich, in hohem Grade reducirt.

b. Die Orobanchaceen. Die zahlreichen Arten von Orobanche (z. B. O. minor auf Klee, O. ramosa auf Hanf und Tabak schmarotzend) sind hellbräunliche oder röthliche Pflanzen, deren gerade aufrechte einfache Stengel direct eine Blüthenähre tragen und aus dem Erdboden hervorwachsen; ihre Stengelbasis stellt aber ein angeschwollenes Saugorgan dar, welches der Wurzel der Nährpflanze so aufgewachsen ist, dass ebenfalls eine Verschmelzung der Gewebe von Nährpflanze und Parasit besteht. Auch die Orobanchen enthalten etwas Chlorophyll, was aber zur Ernährung mit Kohlensäure nicht ausreicht. — Die ganz chlorophylllose Lathraea wächst unter Bäumen; sie hat ein im Boden verborgenes Rhizom mit gewöhnlichen Wurzeln, die aber zum Theil Anschwellungen, Haustorien, bilden, welche mit Baumwurzeln in ähnlicher Weise wie die der Cuscutaceen mit Kräuterstengeln verwachsen.

c. Die Rafflesiaceen, den wärmeren Zonen angehörige, seltsame, an Pilze erinnernde nicht grüne Pflanzen, welche auf Wurzeln oder Stengeln anderer Pflanzen

schmarotzen und eigentlich nur aus einer Blüthe oder einem Blüthenstande zu bestehen scheinen, der unmittelbar aus der Nährpflanze hervorkommt. Der Vegetationskörper dieser Gewächse lässt eine Differenzirung in Spross und Wurzel nicht mehr erkennen; er stellt eine formlose polsterförmige Zellenmasse dar, welche mit den Geweben des Wirthes verwachsen ist, bisweilen in fadenförmige Zellenreihen sich fortsetzend, welche sich pilzmycelähnlich im Gewebe des Wirthes verbreiten (Fig. 220).

d. Die Balanophoraceen, ebenfalls nicht grüne Parasiten der Tropenländer, den vorigen ähnlich gestaltet und dünnen Wurzelzweigen anderer Pflanzen aufsitzend. Ihr Parasitismus bewirkt Gewebewucherungen an der befallenen Wurzel der Nährpflanze, welche einigermaßen an Gallenbildungen erinnern und wodurch die Verbindung des Parasiten mit der Nährpflanze noch inniger gemacht wird; die Nährwurzel zeigt einen Knollen, aus welchem die Blüthenschäfte des Schmarotzers hervorwachsen.

2. Chlorophyllhaltige Parasiten. Es giebt auch Phanerogamen, welche grüne chlorophyllreiche Laubblätter besitzen, daher gewöhnlichen Pflanzen ganz ähnlich sehen, und dennoch parasitisch auf anderen Phanerogamen leben. Kohlenstoff kann wegen des Chlorophylls hier aus Kohlensäure erworben werden. Wenigstens ist bei diesen Pflanzen Sauerstoffausscheidung im Lichte nachgewiesen worden. Es könnte also bei diesem Parasitismus vielleicht mehr auf die Erwerbung von Stickstoffverbindungen oder von mineralischen Nährstoffen, zugleich natürlich auch auf diejenige von Wasser, abgesehen sein. Freilich fehlt es darüber noch ganz an Versuchen. Dieser Parasitismus tritt in folgenden zwei verschiedenen biologischen Formen auf.

a. Die auf Baumästen schmarotzenden Loranthaceen. Diese hauptsächlich den Tropenländern angehörige, in Deutschland besonders durch die Mistel (Viscum album) vertretene Familie besteht aus strauchartigen Holzpflanzen, welche auf Aesten verschiedener Bäume wachsen. Die Mistel kommt auf mehr als 50 Laub- und Nadelbaumspecies vor. Von der Basis des Mistelstammes (Fig. 221) aus gehen durch die Rinde des Nährastes grünliche Wurzeln mit undeutlicher Wurzelhaubenbildung: sie wachsen besondes im Cambium und verbreiten sich vorwiegend in der Längsrichtung des Astes. Von diesen sogenannten Rindenwurzeln dringt an der dem Holzkörper des Astes angrenzenden Seite eine andere Art Wurzeln an vielen Punkten

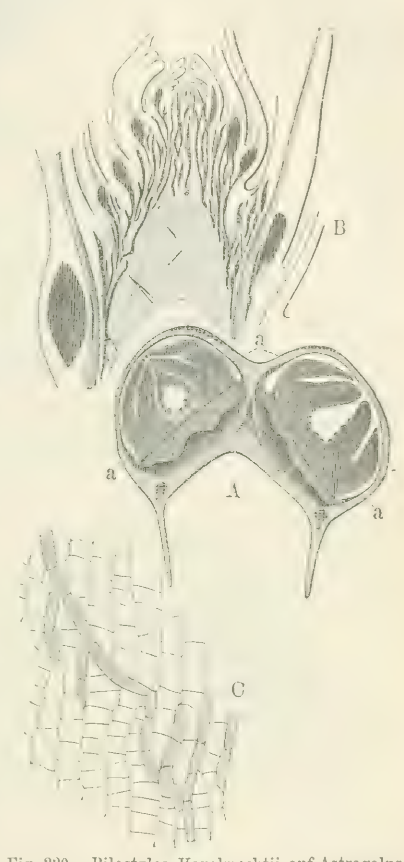


Fig. 220. Pilostyles Hausknechtii auf Astragalus schmarotzend. *A* Durchschnitt eines Blattpolsters von Astragalus, in der Blattmasse *a* eingeschlossen zwei Blüthenknospen des Schmarotzers. *B* Längsschnitt durch die Stengelspitze des Astragalus; der Schmarotzer ist durch schwarze Farbe angedeutet; man sieht seine Floralpolster in der Basis aller durchschnittenen jungen Blätter und davon ausgehend die Myceliumstränge des Schmarotzers durch Rinde und Mark bis nach dem Vegetationspunkt des Stengels sich erstrecken. *C* Längsschnitt des Markes der Nährpflanze mit den Myceliumfäden des Schmarotzers, welche verzweigte Zellreihen bilden. *A* und *B* schwach, *C* 80fach vergrößert. Nach SOLMS-LAUBACH.

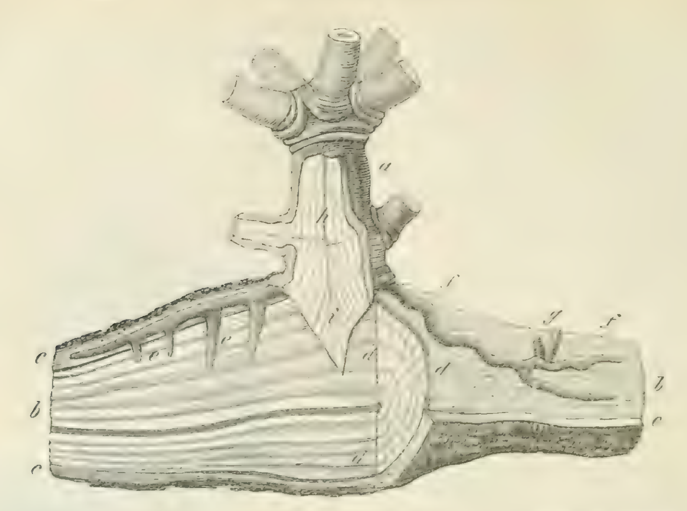


Fig. 221. Unterer Theil des Stammes *a* von Viscum album; *h* sein Holz, *i* seine Hauptwurzel; *ff* die in der Rinde des Nährastes *c* wachsenden Rindenwurzeln, bei *g* zwei Knospen erzeugend; *e e* die Senker, welche durch das Cambium in das Holz *bb* eindringen; bei *dd* ist das letztere halb quer durchschnitten, die Jahresringe zeigend. Natürliche Größe. Nach SACHS.



Fig. 222. *A* Rhinanthus minor auf einem zweiten zurückgebliebenen Exemplar von Rhinanthus schmarotzend. *B* Wurzel von Rhinanthus, einer Nährwurzel durch ein bereits entwickeltes Haustorium angesaugt; 16fach vergrößert. *C* Durchschnitt durch ein Haustorium, dessen Mittelpartie bei *M* liegt; *Sp Sp* die die Nährwurzel umwallenden Zellkörper, von welchen bei *FF* Zellen weiter in die Nährwurzel hinein wachsen; das Gefäßbündel der letzteren ist durch die Wachsthumsthätigkeiten des Haustoriums aus einander getrieben; *ed* die Endodermis der Nährwurzel, von deren Rinde nur noch wenige Zellen erkennbar sind. 150fach vergrößert. Nach KOCH.

in radialer Richtung in das Holz ein; sie werden als Senker bezeichnet. Ihr im Holze befindlicher Vegetationspunkt wird in Holzgewebe umgewandelt, während in der Gegend des Cambiums auch der Senker in seiner ganzen Dicke aus Meristem besteht, durch dessen Thätigkeit das Längenwachsthum desselben gleichen Schritt mit der Verdickung des Nährastes hält. Auf diese Weise befindet sich der Mistelstamm mit dem Holze und der Rinde des Nährastes in organischer Vereinigung. Die Rindenwurzeln durchziehen die Aeste oft auf weite Strecken, und aus ihnen entspringen an entfernterer Stelle Mistelsprosse, die die Rinde durchbrechend an das Licht hervortreten. Die Samen der Loranthaceen keimen auf den Baumästen, und das Würzelchen der Keimpflanze dringt in die letzteren ein.

b. Die Wurzelparasiten aus den Familien Rhinanthaceen und Santalaceen. Die bei uns auf Wiesen-, Wald- und Ackerboden wachsenden Rhinanthaceen Melampyrum, Rhinanthus, Euphrasia etc. und die Santalacee Thesium sind grünblättrige, im Boden wurzelnde Kräuter, die also eigentlich nichts Parasitenartiges zur Schau tragen. Ihre feinen fadenförmigen Wurzeln dringen aber nicht tief in den Boden ein und besitzen an zahlreichen Punkten ziemlich kleine knöllchenförmige Verdickungen, Haustorien, welche angewachsen sind an die den anderen Pflanzen angehörenden feinen Wurzeln, die immer in der oberen Bodenschicht reichlich vorhanden sind (Fig. 222). Diese Haustorien müssen Nährstoffe aus jenen fremden Wurzeln holen, während die eigenen Wurzeln gleichzeitig aus dem Erdboden direct Nahrung aufnehmen. Dieser Parasitismus scheint unentbehrlich zu sein. Schon Decaisne und Henslow fanden, dass Rhinanthaceen ohne Gegenwart anderer Pflanzen sich nicht cultiviren lassen, während dies Cornu mit Melampyrum arvense gelang in einem Topfe, wo die Pflanzen ihre Haustorien an Getreidewurzeln anlegen konnten. Wieweit der Wurzelparasitismus unter den Rhinanthaceen verbreitet ist, muss noch entschieden werden. Nach Regel sollen Pedicularis und Bartsia mit Ausschluss von Parasitismus cultivirbar sein. Genauer hat neuerdings Koch diese Verhältnisse zu untersuchen begonnen. Er hat gezeigt, dass die Haustorien dieser Pflanzen nicht immer bloß lebenden Wurzeln, sondern vielfach auch abgestorbenen Pflanzenresten angewachsen sind, also Organe darstellen, welche sowohl für parasitische Nahrungserwerbung, als auch für autotrophe Ernährung aus Humusbestandtheilen (S. 252) geschickt sind.

Literatur. Unger, Beiträge zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen. Ann. d. Wiener Mus. II. 1840. — Regel, Die Schmarotzergewächse. Zürich 1854. — Pitra, Botan. Zeitg. 1861. pag. 63. — Solms-Laubach, Ueber Bau und Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68. VI. pag. 509. — Ueber den Thallus von Pilostyles. Botan. Zeitg. 1874. Nr. 4. — Entwickelung der Blüthe bei Brugmansia. Bot. Zeitg. 1876. pag. 449. — Eichler, Die Balanophoreen in Flora Brasiliensis. Heft 47. 1869. — Decaisne, Ann. des sc. nat. 1847. 3. sér. T. 8. pag. 2. — Henslow, Botan. Zeitg. 1849. pag. 14. — Wiesner, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1872. VIII. pag. 584. — Reinke, Flora 1873. pag. 180. — Cornu, Bull. de la soc. bot. de France 1876. pag. 195. — R. Hartig, Ueber Viscum. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. VIII. — L. Koch, Die Klee- und Flachsseide. Heidelberg 1880. — Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1889. pag. 1 u. 1891. pag. 1.

III. Pilzeverdauende Pflanzen.

Der oben charakterisirte Ernährungsmodus, für den ich die vorstehende Bezeichnung einführe, ist eins der merkwürdigsten Mittel der Pflanze, sich Kohlenstoff und Stickstoff zu erwerben, welches am nächsten mit der nachher zu behandelnden Insectenverdauung verwandt ist, aber viel weiter als diese in der Natur verbreitet zu sein scheint. Es gehören hierher wahrscheinlich alle Pflanzen mit endotrophen Mykorhizen und mit Mykodomatien an den Wurzeln. Ich setze an dieser Stelle die Kenntniss dieser symbiotischen Verhältnisse voraus, da ich dieselben schon S. 264 ff. eingehend beschrieben habe. Das bedeutungsvolle Moment, welches für die hier ausgesprochene Auffassung entscheidend ist, liegt in dem für alle diese Fälle zutreffenden Umstande, dass lebensthätige Zellen gewisse im Erdboden wachsende Pilze in

sich aufnehmen und darin zu bedeutender Entwickelung kommen lassen, wobei sie selbst aber eine besonders kräftige Ausbildung besitzen und die in ihrem Protoplasma eingefangenen Pilze zuletzt gänzlich oder unter Zurücklassung der unverdaulichen Pilzcellulose oder widerstandsfähig bleibender Keime resorbiren, sich also die Eiweißstoffe dieser Pilze zu Nutze machen. Während dies als durch unmittelbare Beobachtung festgestellt gelten darf, ist die andere wichtige Frage experimentell noch nicht gelöst, aus welchen Quellen die werthvolle Pilzsubstanz hergestellt wird, die schließlich der Pflanze zu Gute kommt. Es darf wohl vermuthet werden, dass es irgend eine diesen Pilzen eigene besondere Fähigkeit sein mag, von der die Pflanze hierbei Nutzen zieht. Es sind zwei generell verschiedene Antworten auf diese Frage denkbar. Entweder vermag der Pilz gewisse Nährstoffe leichter zu assimiliren als die Pflanze; die letztere überlässt also die Arbeit dem Pilze, aber schließlich, wenn der Pilz in ihren Zellen sich entwickelt hat, vermag sie ihn aufzuzehren; dabei ist nicht ausgeschlossen, dass der Pilz schon bei Lebzeiten durch seine Thätigkeit Nahrungsstoffe auf die Pflanze überträgt. Hier würde also der Pilz bei der Nahrungserwerbung der active Theil sein. Oder es werden durch den in den Organismus der Pflanze eingezogenen Pilz die Ernährungsthätigkeiten der Pflanze gesteigert, der Pilz zwingt seinen Wirth für seine ausgiebige Ernährung zu sorgen, so wie es unzweifelhaft die echten parasitischen Pilze thun; aber zuletzt verspeist die Pflanze den willig von ihr aufgezogenen Eindringling und ist so schließlich doch der begünstigte Theil. In diesem Falle wäre also die Pflanze bei der Nahrungserwerbung activ. Es dürfte nicht überflüssig sein, diese Fragestellungen hier präcisirt zu haben, da in der letzten Zeit über die einschlägigen Ernährungsverhältnisse Ansichten ausgesprochen worden sind, denen es an einem zureichenden Beweise gebrach. Wir stellen nun die verschiedenen hierhergehörigen Fälle zusammen.

A. Die Humusbewohner mit endotrophen Mykorhizen.

1. Die Ericaceen, Epacridaceen und Empetraceen. Wie ich gezeigt habe, haben die auf Haiden und Mooren wachsenden chlorophyllhaltigen Kleinsträucher der vorgenannten Familien verpilzte Wurzeln von der Art, dass der Pilz das Innere der relativ großen, wurzelhaarlosen Epidermiszellen bewohnt. Da diese Pilze vielfach mit den das Moor und den Humus durchziehenden Pilzfäden im Zusammenhange stehen, so ist die Vermuthung nahe liegend, dass es Humusbestandtheile sind, aus welchen hier die Wurzelpilze ihre Nahrung ziehen, und welche also mittelbar den Pflanzen nutzbar gemacht werden.

2. Der Orchideentypus, womit ich alle diejenigen Humusbewohner bezeichne, bei denen die zu verdauenden Wurzelpilze in den großen Parenchymzellen der Wurzelrinde auferzogen werden, die Epidermis aber wie gewöhnlich mit Wurzelhaaren versehen ist und daher wohl auch in gewöhnlicher Weise functionirt, während gleichzeitig der Pilz durch Hyphen, welche durch die Epidermis nach außen laufen mit den den Humus durchziehenden Pilzfäden im Zusammenhange steht. Wir unterscheiden hier:

a. Chlorophyllfreie Humusbewohner. Die bei uns einheimischen nicht grünen Orchideen Neottia nidus avis, Corallorhiza innata und Epipogium Gmelini, denen sich hinsichtlich der Verpilzung nach Johow in Westindien die Orchidee Wullschlaegelia, die Burmanniaceen Burmannia und Apteria und die Gentianacee Voyria anschließen, müssen, da sie des Chlorophylls entbehren, nothwendig ihre kohlenstoff- und wahrscheinlich auch stickstoffhaltige Nahrung aus dem Humus ziehen, in welchem sie wachsen. Ihr Wurzelsystem oder wurzelloses Rhizom ist vogelnestartig oder korallenförmig und ausnahmslos als endotrophe Mykorhiza ausgebildet. Dies dürfte für die Unentbehrlichkeit der Pilzhülfe bei der Ernährung dieser Pflanzen sprechen.

b. Chlorophyllhaltige Humusbewohner. Hierher gehoren die übrigen Orchideen, sowie nach den oben erwähnten Schlicht'schen Beobachtungen zahlreiche auf Humusboden wachsende Kräuter aus den verschiedensten mono- wie dikotylen Familien, deren Zahl damals schon auf 28 sich belief, aber jedenfalls noch weit größer ist, da inzwischen von Sarauw bei einer in meinem Institute angestellten

Untersuchung solche endotrophe Mykorhizen auch noch bei anderen Pflanzen, besonders bei Holzpflanzen, die auf Humusboden wachsen, gefunden worden sind. Die Beobachtung, dass die gefangenen Pilze zuletzt verdaut werden, ist von mir allerdings nur erst bei Orchideen gemacht worden; in Bezug auf die anderen Pflanzen bedarf es noch einer Untersuchung. Die Uebereinstimmung in der Verpilzung mit den vorerwähnten chlorophyllfreien Pflanzen gestattet den Schluss, dass es auch hier auf Verwerthung von Humus abgesehen ist. Allein hier darf diese Verdauung von Pilzen jedenfalls nicht allgemein, vielleicht nirgends als obligatorisch, sondern nur als Beihülfe neben gewöhnlicher Ernährung aufgefasst werden. Dafür spricht erstens der Besitz von Chlorophyll, durch welches Kohlenstoff aus Kohlensäure erworben werden kann, zweitens aber der Umstand, dass die Wurzelverpilzung hier nicht constant auftritt, indem sie oft unvollständig ist, manchmal ganz fehlt, wie aus SCHLICHT's Untersuchungen zu ersehen ist; selbst unter den Orchideen fand ich Epipactis bald verpilzt bald unverpilzt. Wohl aber dürfte hier die gleichzeitige Pilzverdauung Vortheile gewähren.

B. Die von Frankia bewohnten Mykodomatien der Alnus, Eläagnaceen und Myricaceen. Nach der S. 268 gegebenen Beschreibung sind diese Wurzelanschwellungen Brutstätten eines Fadenpilzes, welcher zuletzt in einen hypertrophischen eiweißreichen Zustand übergeht und in diesem von der Pflanze verdaut wird. Ob die hier constant auftretenden Mykodomatien für diese mit grünen Blättern versehenen Sträucher und Bäume entbehrlich sind oder nicht, ist noch nicht entschieden. Da es sich um vorwiegend humusbewohnende Pflanzen handelt, so konnte an eine Beziehung zur Humusnahrung gedacht werden. Allein diese Wurzelanschwellungen sind mit einer continuirlichen Korkhaut nach außen abgeschlossen, durch welche eine diosmotische Aufnahme von Stoffen direct von außen unmöglich erscheint, welche aber auch keine Verbindung der Frankia nach außen hin erkennen lässt. Ueberdies haben ja alle diese Pflanzen gewöhnliche echte Wurzeln, welche selbständig oder wie Alnus häufig als ectotrophe Mykorhizen heterotroph aus dem Erdboden ihre Nahrung aufnehmen. Es wäre aber denkbar, dass es in diesen Mykodomatien hauptsächlich auf eine Erwerbung von Stickstoff abgesehen ist und dass sie also denjenigen der Leguminosen analog sind. Bezügliche Versuche liegen noch nicht vor.

C. Die von Rhizobium bewohnten Mykodomatien der Leguminosen. Die Biologie der bei den Papilionaceen, Caesalpiniaceen und Mimosaceen constant auftretenden Wurzelknöllchen ist S. 269 behandelt worden. Für diese Pflanzen gilt in allen wesentlichen Punkten dasselbe, was soeben für die vorhergehenden gesagt wurde, nur mit dem Unterschiede, dass es hier ein Spaltpilz ist, welcher in den Mykodomatien groß gezogen und später aufgezehrt wird. Mit dieser Pilzkost gewinnt die Pflanze Eiweißstoff, also jedenfalls Kohlenstoff und Stickstoff in organischer Form. Dieser Ernährungsmodus muss daher auch an dieser Stelle genannt werden. Da hierbei aber die Erwerbung von Stickstoff das wichtigere zu sein scheint, so soll hierüber näher bei der Stickstoffernährung die Rede sein. — Literatur s. S. 274.

IV. Insektenverdauende Pflanzen.

Einige wenige Pflanzen, welche echte Wurzeln und grüne Blätter besitzen und sich nach Art gewöhnlicher Pflanzen ernähren, vermögen nebenher auch thierische Körper als Nahrungsmittel zu benutzen. Sie haben zu diesem Zwecke eigenthümliche Einrichtungen an ihren Blättern, die bei den einzelnen Pflanzengattungen wiederum verschieden sind, aber alle als Insektenfallen gedeutet werden können, indem sie darin übereinstimmen, dass lebende kleine Thiere in ihnen gefangen und durch peptonisirende Fermente und freie Säuren, welche dabei zur Ausscheidung kommen, verdaut und resorbirt werden, bis auf die zurückbleibenden unverdaulichen Hartgebilde.

Bei der Fliegenfalle (Dionaea muscipula) und bei Aldrovanda vesiculosa werden in Folge einer Reizbewegung (S. 452) durch die Berührung, welche anliegende Insecten hervorbringen, die beiden Hälften des Blattes plötzlich zusammengeschlagen. Bei den Blättern der Drosera-Arten bleiben die Thierchen an dem klebrigen Sekrete der großen Drüsenhaare haften, die sich dann allmählich über den gefangenen Körper zusam-

menneigen (S. 462). Die Arten von Pinguicula lassen den Blattrand über kleinen Gefangenen sich zusammenschlagen. Der Kannenstrauch (Nepenthes) und die Sarracenia haben Blätter von der Form kannenförmiger Schläuche, die zum Theil mit von der Pflanze ausgeschiedenem Wasser gefüllt sind, in welchem Insekten ertrinken. Die Wasserpflanze Utricularia hat an ihren Blättern blasenförmige Organe, welche an der einen Seite eine mit Borsten versehene Mündung besitzen; diese ist durch eine Art Gaumen verschlossen, welcher kleinen Wasserthieren den Eintritt aber nicht den Austritt verstattet, so dass sie in der Blase gefangen werden und sterben. Es ist hauptsächlich von Darwin nachgewiesen worden, dass die Fleischtheile der von Drosera, Dionaea etc. gefangenen Thierchen allmählich gelost und von dem Blatte resorbirt werden, und dass dies auch mit anderen animalischen Substanzen, wie Stückchen geronnenen Hühnereiweißes, Fleischstückchen u. dergl., geschieht, wenn man solche auf die Blätter legt. In den Secreten, welche sich auf diesen Blättern finden, und in der Flüssigkeit in den Blattschläuchen ist von Darwin und verschiedenen anderen Forschern ein Ferment gefunden worden, welches in den Wirkungen mit dem Pepsin des Magensaftes übereinstimmt, nämlich Eiweißstoffe in Peptone, also in lösliche, verdauliche Körper umwandelt; außerdem immer auch freie Säure, deren Gegenwart bekanntlich zur Ueberführung der Eiweißstoffe in Lösung ebenfalls nothwendig ist. Die ausgeschiedene Saure scheint immer eine organische zu sein, doch werden von verschiedenen Beobachtern verschiedene angegeben, wie Propionsäure, Essigsäure, Buttersäure, Ameisensäure, Citronensäure, Apfelsäure. Die Ausscheidung von Pepsin und Säure geschieht bei Drosera, Dionaea und Pinguicula auch erst in Folge der Reizungen, wobei entweder chemische Reize, besonders die Anwesenheit der zu verdauenden eiweißhaltigen Korper, oder auch mechanische Reize wirksam sind. An den secernirenden Theilen sind stets Drüsenhaare vorhanden, und durch diese wird vermuthlich nicht bloss die Ausscheidung, sondern auch die Resorption des Verdauten vermittelt.

Die Fleischkost ist für diese Pflanzen nicht obligatorisch. Der Besitz von Wurzeln und von Chlorophyll lässt voraussetzen, dass sie sich mit unorganischen Nahrstoffen genügend ernähren können. Verschiedenen Beobachtern ist es auch gelungen, sie ohne animalische Nahrung zu cultiviren. Wohl aber ist die letztere für sie von Vortheil, denn Fr. Darwin sowie Kellermann und Raumer fanden bei vergleichenden Versuchen, wo Drosera rotundifolia mit Fleisch oder Blattläusen gefüttert wurde, dass die gefütterten Pflanzen etwas reichlicher Bluthen, Samen und Trockensubstanz producirten als die ohne animalische Kost gezogenen. Das Gleiche ergaben die Versuche von Büsgen für Utricularia vulgaris.

Die chlorophylllose und parasitische Lathraea hat man wenigstens im Verdachte des Insektenfanges. Ihre Rhizomschuppen besitzen nämlich von außen zugängliche Höhlen, in denen sich Drüsen befinden. Nach Kerner und Wettstein sollen durch die Außenwände dieser Drüsen höchst zarte Protoplasmafäden hervorragen, welche als rhizopoide Verdauungsorgane gedeutet werden. Aber Scherffel sowie Jost haben nachgewiesen, dass diese Fäden nicht protoplasmatischer Natur sind und ebenso wie den Zellen so auch den in den Höhlen befindlichen Pilzhyphen und Kalkkörperchen aufsitzen; Ersterer hält sie für Bakterien, Letzterer für Wachsstäbchen.

Literatur. Darwin, Insektenfressende Pflanzen, übersetzt von Carus. Stuttgart 1876. — Cramer, Ueber die insektenfressenden Pflanzen. Zürich 1877. — Pfeffer, Ueber fleischfressende Pflanzen. Landwirthsch. Jahrb. 1877. pag. 969. — Fr. Darwin, Experiments on the nutrition of Drosera. Linn. Soc. Journ. 1878. — Kellermann u. Raumer, Botan. Zeitg. 1878. pag. 209. — Drude, Encyclopädie der Naturw. 1879. I. pag. 113. — Schimper, Botan. Zeitg. 1882. No. 14. — Büsgen, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. LV. — Kerner und Wettstein, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1886. — Scherffel, Mittheil. des bot. Inst. Graz 1888. pag. 187. — Jost, Botan. Zeitg. 1888. pag. 425.

6. Kapitel.

Die Erwerbung des Stickstoffes.

§ 77. Stickstoff braucht jede Pflanze zur Ernährung, denn zu ihren nothwendigen Bestandtheilen gehört auch eine Anzahl stickstoffhaltiger organischer Verbindungen, deren wichtigsten die Eiweißkörper sind, indem sie den Hauptbestandtheil des Protoplasmas, also des eigentlich lebendigen Theiles einer jeden Zelle ausmachen. Quantitativ ist freilich das Bedürfniss nach Stickstoff weit kleiner, als das nach Kohlenstoff, indem immer nur höchstens einige Procente der Trockensubstanz auf dieses Element kommen, und ein Gehalt von etwa 7 Procent Stickstoff schon das Maximum bei ungewöhnlich eiweißreichen Pflanzentheilen darstellt, wie es z. B. die Pilze sind, unter denen der Champignon 7,26 Procent Stickstoff in der Trockensubstanz enthält. Die stickstoffreichsten Theile der Phanerogamen sind die Samen, sie enthalten z. B. bei Lupinen 5,0, bei Erbsen 3,5, bei Roggen 1,9 Procent; auch die grünen Blätter enthalten zwischen 3 und 5 Procent der Trockensubstanz Stickstoff; Kartoffelknollen haben im frischen Zustande nur etwa 0,3 Procent Stickstoff.

Die Pflanzen können den Stickstoff aus drei verschiedenen Quellen erwerben: 1. aus anorganischen Stickstoffverbindungen, nämlich aus Salpetersäure und aus Ammoniak, 2. aus verschiedenartigen organischen Stickstoffverbindungen, und 3. aus dem ungebundenen elementaren Stickstoff der atmosphärischen Luft.

Vielleicht stehen diese drei Quellen allen Pflanzen offen, aber jedenfalls sind sie für die verschiedenen Pflanzenarten sehr ungleich geeignet.

Die Erwerbung und Assimilation des Stickstoffes ist lange nicht so leicht der directen Beobachtung zugänglich zu machen wie z. B. die Kohlensäure-Assimilation. Man darf eben nicht vergessen, dass dieser Process mehr als 10 mal langsamer erfolgt, als die letztere, wie sich dies unmittelbar aus dem Bedarfsverhältniss der Pflanze zwischen Stickstoff und Kohlenstoff ergiebt.

A. Die Ernährung mit Salpetersäure.

§ 78. Salpetersäure ist in der freien Natur allgemein verbreitet in Form von Nitraten. Alle Nitrate sind in Wasser leicht löslich, können also als wässerige Lösungen von den Pflanzen aufgenommen werden. Fast in allen Erdböden, nämlich in den verschiedenen Ackerböden, im Gartenboden, Wald-, Wiesen-, Moor- und Heideboden, lassen sich Nitrate nachweisen; manchmal sind freilich nur unbestimmbare Spuren davon vorhanden; Zehntausendstel bis Hundertstel von Procenten des trockenen Bodens sind die gewöhnlichen Mengenverhältnisse im ungedüngten Vegetationsboden. Die Nitrate des Bodens leiten ihren Ursprung ab von der

Zersetzung organischer Stickstoffverbindungen und von Ammoniaksalzen. Also alle Pflanzentrümmer, wie Wurzeln, Stoppeln und andere Ernterückstände, abgefallenes Laub, untergepflügte Grasnarbe oder Gründüngung, die organischen Abfälle, welche auf dem Kompost gesammelt werden, sowie die animalischen Excremente und Producte, wie Stallmist, Jauche, menschliche Excremente, Peruguano, Fischguano, Knochenmehl, Blut übergeben bei ihrer Verwesung einen Theil ihres Stickstoffes als Ammoniaksalze und Nitrate dem Erdboden, während ein anderer Theil als freier Stickstoff und als Ammoniak in die Luft entweicht, und noch ein anderer Theil in schwerer zersetzbarer organischer Form verbleibt. Auch Ammoniaksalze werden im Erdboden immer durch Oxydation ziemlich schnell in Nitrate umgewandelt. Uebrigens wird in der Landwirthschaft dem Ackerboden Salpetersäure künstlich zugeführt durch Düngung mit Chilisalpeter. Der Vorrath an Nitraten im Erdboden kommt nicht gänzlich den Pflanzen zu Gute. Einerseits wird bei mangelhaftem Luftzutritt ein Theil derselben denitrificirt und geht in Ammoniak und freien Stickstoff über, welche sich verflüchtigen. Andererseits geht fortwährend ein Theil in den Sickerwässern gelöst nach dem Untergrunde, wo er allerdings den Pflanzen mit tief eindringenden Wurzeln noch zur Verfügung steht, aber auch in die dem Boden entströmenden Gewässer. Nach BOUSSINGAULT finden sich pro Liter in den Quellwässern meist 0,0001—0,05, in den Bächen und Flüssen 0,0003—0,0113, in den Seen 0,0001—0,0008 g Salpetersäure, die eben durch Auswaschung aus den Vegetationsböden dahin gelangt, was aber wiederum von Bedeutung für die Ernährung der Wasserpflanzen ist. Auch aus der Luft können geringe Mengen Nitrate und Nitrite, sowie Ammoniak mit den Niederschlägen in den Boden kommen. Es ist dies theils das Ammoniak, welches bei den Verwesungsprocessen von der Erdoberfläche in die Luft entweicht, theils entstehen durch elektrische Entladungen in der Luft aus freiem Stickstoff und aus Wasserdampf salpetrigsaures Ammoniak; jedoch enthält das Niederschlagswasser nur 0,5—6,21 Milliontel salpetrige und Salpetersäure und 0,65—6,8 Milliontel Ammoniak.

Die geringen Nitratmengen im Erdboden fallen dennoch für die Ernährung ins Gewicht, weil die Pflanze mit ihren zahlreichen Wurzeln ein ziemlich großes Bodenvolumen beherrscht und mit allen diesen Organen während ihrer langen Vegetationszeit beständig Nitrate ansammelt, die ja auch wegen der langsam fortgehenden Verwesungsprocesse im Boden beständig neu sich bilden. Darum zeigen auch manche Pflanzen einen sehr großen Gehalt von Nitrat in ihren Säften, während der Boden, in welchem sie wachsen, einen sehr schwachen Nitratgehalt aufweisen kann.

Während LIEBIG irriger Weise das Ammoniak für das Universal-Stickstoffnahrungsmittel der Pflanzenwelt ausgab und die in Pflanzen vorkommende Salpetersäure als in denselben erst aus Ammoniak entstanden erklärte, hat BOUSSINGAULT zuerst die Nitrate als wichtige Pflanzennährstoffe erkannt, indem er zeigte, dass bei künstlichen Culturen in stick-

stofffreiem Boden die Pflanzen vollständig mit Stickstoff ernährt werden können, wenn dem Boden als einzige Stickstoffverbindung ein salpetersaures Salz zugesetzt wird, während in den sonst gleich behandelten, aber stickstofffrei gelassenen Culturen in der Regel keine Stickstoffproduction der Pflanzen erfolgt. Dasselbe kann man auch durch die Methode der Wasserculturen beweisen. Solche Versuche sind bereits mit den verschiedensten Pflanzen, wie Mais, Hafer, Gerste, Buchweizen, Sonnenblumen, Kresse, Bohnen, Erbsen etc. mit gleichem Erfolge angestellt worden. Vergleicht man damit die Wirkungen anderer Stickstoffverbindungen, wie Ammoniak oder organischer Substanzen, so zeigt sich an der Entwickelung und Production der Pflanzen, dass die Salpetersäure sogar als das beste Nahrungsmittel unter allen Stickstoffverbindungen zu gelten hat. Wenigstens sind derartige Versuche mit Hafer, Mais, Buschbohnen, Erbsen in diesem Sinne ausgefallen. Ob es höhere Pflanzen giebt, für welche Ammoniak die gleiche oder gar eine bessere Wirkung als Nitrat hat, ist bis jetzt nicht bekannt. Jedoch trifft dieses für die Pilze zu, welche zwar auch mit Salpetersäure, meistens aber besser mit Ammoniak oder organischen Stickstoffverbindungen sich ernähren. Wenn wir, mit kleinen Gaben beginnend, parallel dazu reichlichere Gaben von Nitrat bis zu einer gewissen Grenze verabreichen, so erhalten wir auch ungefähr proportional steigende Pflanzenproduction und damit steigende Stickstoffmengen (Fig. 223, S. 566). Hiermit stimmen auch die in der Landwirthschaft jetzt allgemein feststehenden Erfahrungen überein, wonach Düngungen mit Chilisalpeter zu Getreide, Kartoffeln, Zuckerrüben etc. von bedeutendem Erfolge sind. Immerhin ist bei allen derartigen Versuchen vorläufig noch unbekannt, wie viel ihres Stickstoffes die Pflanze hierbei thatsächlich jenen Stickstoffverbindungen entlehnt und wie viel sie aus der Luft nimmt, deren Stickstoff ja auch von den Pflanzen verarbeitet werden kann.

Ueber das Verhalten der Nitrate in der Pflanze und ihre schließliche Assimilation ist erst 1887 durch meine und 1888 durch SCHIMPER's Untersuchungen einiges Licht gewonnen worden. Die Nitrate finden sich in der Pflanze aufgelöst in dem Zellsafte, wie dies bei so leicht löslichen und so leicht diosmirenden Verbindungen nicht anders zu erwarten ist. In dieser Form kommt die Salpetersäure vor in den Wurzelhaaren, in der Wurzelrinde, bei vielen Pflanzen auch in Rinde und Mark des Stengels und seiner Verzweigungen, sowie der Blattstiele und Blattrippen. Nur die äußersten Wurzelspitzen sind frei von Nitrat, weil die meristematischen Zellen des Vegetationspunktes überhaupt nicht zur Aufnahme der Nahrung, sondern nur dem Wachsen der Wurzel dienen. Nach ihrem Verhalten zum Nitrat zerfallen die Pflanzen in drei Kategorien: 1. Salpetersäure ganz zu verschmähen scheinen die mit ectotrophen Mykorhizen begabten Waldbäume, die in keinem ihrer Theile, auch nicht in ihren Mykorhizen irgend eine Spur von Nitraten nachweisen lassen, selbst da nicht, wo solche im Boden und in den Wurzeln der an gleichem Orte wachsenden autotrophen Pflanzen vorhanden sind, was wohl damit zu-



Fig. 223. Culturen von Sinapis alba in reinem Quarzsand mit gleichen Mengen Nährstofflösungen, aber ungleichen Gaben von Stickstoff in Form von Calciumnitrat, und zwar in *A* stickstofffrei, in *B* mit je 0,1 g, in *C* mit je 0,6 g Calciumnitrat. Die Ernten sind pro Pflanze in *A* 0,058 g Trockensubstanz mit 0,001 g N, in *B* 0,67 g Trockensubstanz mit 0,009 g N, in *C* 2,29 g Trockensubstanz mit 0,051 g N. Nach photographischer Aufnahme.

sammenhängen mag, dass diese Bäume durch ihre Wurzelpilze mit schon assimilirten stickstoffhaltigen Nährstoffen versorgt werden (S. 554). Auch bei Schmarotzerpflanzen, sowohl nicht grünen (Cuscuta) wie chlorophyllhaltigen (den wurzelparasitären Rhinanthaceen) habe ich in keinem Organe, auch wenn die Cuscuta auf der sehr nitratreichen Urtica schmarotzte, Salpetersäure finden können, so dass diese Gewächse aus ihren Wirthen den Stickstoff bereits in organischer Form erhalten dürften. 2. Viele autotrophe Pflanzen sind ebenfalls regelmäßig in ihren oberirdischen und meist auch in den stärkeren unterirdischen Organen frei von Nitrat, enthalten aber solches in ihren Saugwurzeln, entweder zeitlebens oder wenigstens in der Jugend, eventuell alljährlich in der Frühjahrsperiode, wo die neuen Saugwurzeln sich bilden. Hierher gehören wahrscheinlich die meisten autotrophen Holzpflanzen und jedenfalls eine große Anzahl perennirender Kräuter, sowohl Landpflanzen wie Wasserpflanzen, Succulenten und Zwiebelgewächse; von einjährigen Pflanzen ist bis jetzt nur Lupinus luteus als hierher gehörig bekannt. 3. Pflanzen, bei denen in verhältnissmässig kurzer Zeit eine große Menge von Pflanzensubstanz und damit viel stickstoffhaltiges Material erzeugt werden muss, also ganz besonders die innerhalb weniger Monate sich entwickelnden ein- und zweijährigen Pflanzen, sammeln mit großer Begierde selbst aus nitratarmem Boden salpetersaure Salze und zwar soviel, dass sie nicht nur den zum Wachsen nöthigen Bedarf damit bestreiten, sondern auch noch einen großen Vorrath davon aufspeichern in allen Geweben ihres Körpers, die sich dazu eignen, d. h. in den saftreichen Parenchymzellen der Wurzel, des Grundgewebes der Stengel und Aeste, der Blattstiele, Blattrippen und -nerven, selbst in der Epidermis und in den Haaren; auch in das Mesophyll tritt bei Ueberfüllung der Pflanze mit Nitrat etwas davon ein, doch ist gerade dieses Gewebe meist arm daran. Erst bei Beginn der Fruchtbildung verschwindet das Nitrat aus diesen Aufbewahrungsstätten und wird zur Bildung der organischen Stoffe in den Samen verwendet. Es handelt sich hier um Pflanzen, die schon seit langer Zeit wegen ihres ungewöhnlichen Nitratreichthums als Salpeterpflanzen bekannt sind, wie die Sonnenblume und der Tabak; überhaupt sind hier besonders zu nennen die Cruciferen, Chenopodiaceen, wozu also die Rüben gehören, Amaranthaceen, Solanaceen mit der Kartoffelpflanze, die Cucurbitaceen, Malvaceen, die einjährigen Gramineen, viele einjährige Compositen etc. In diesen Pflanzen ist Nitrat bis zu mehreren Procenten der Trockensubstanz nachgewiesen worden. Auch von perennirenden Pflanzen gehören einige hierher, wie Urtica dioica, manche Papaveraceen und Fumariaceen. Sogar einige Holzpflanzen, wie der kräftig treibende Sambucus, enthalten während des ganzen Sommers in ober- und unterirdischen Theilen sehr viel Nitrat. Zwischen den unter 2 und 3 aufgestellten Typen kommen auch Uebergänge vor, d. h. Pflanzen, die in ihren oberirdischen Theilen nur spärlicher Nitrat aufspeichern. Unter den Pilzen gehört der Champignon zu den begierig Nitrat aufsammelnden und also nitratreichen Pflanzen.

Die Assimilation der Salpetersäure hat selbstverständlich zur nothwendigen Bedingung die gleichzeitige Anwesenheit einer kohlenstoffhaltigen organischen Verbindung; sie setzt also bei chlorophyllhaltigen Pflanzen eine stattfindende Assimilation von Kohlensäure voraus. Indessen ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass das Chlorophyll selbst auch bei dieser Assimilation thätig sei, nicht einmal dafür, dass die letztere im grünen Blatte erfolgen müsste. Das beweisen erstens die Pilze, welche ohne jegliches Chlorophyll Nitrat assimiliren, und zweitens diejenigen zahlreichen höheren Pflanzen, bei denen Nitrate gar nicht in die Blätter gelangen, sondern nur in den unterirdischen Organen nachweisbar sind, also dort schon assimilirt werden müssen. Es steht also nichts der Annahme entgegen, dass Nitrate in jeder lebenden Zelle assimilirt werden können, wenn dieselbe nur zugleich eine hierzu brauchbare Kohlenstoffverbindung, also etwa Zucker enthält, dass somit in allen Zellen, welche Nitrate in sich aufgesammelt haben, die letzteren auch direct assimilirt werden. Dieses würde also auch in den Blättern erfolgen, sofern die letzteren Nitrate in sich aufgenommen haben, jedoch ebenso auch in den betreffenden anderen Organen. In der That lässt sich in den Zellsäften der meisten Parenchymzellen, in denen Nitrate vorkommen, zugleich auch Zucker nachweisen. Daraus dürften nun als erstes Product der Salpetersäure-Assimilation Amide gebildet werden. Emmerling schloss dies bereits aus der Art der Vertheilung der Amide in der erwachsenen Pflanze. In der That sind auch in den nitrathaltigen Zellen Amide mikrochemisch nachweisbar. Aus den Amiden dürften dann erst die Eiweißstoffe ihren Ursprung ableiten, und zwar in der Art, dass die leicht diosmirbaren Lösungen der Amide aus den Zellen, wo sie gebildet worden sind, nach denjenigen Pflanzentheilen hin, wo Eiweißstoffe producirt werden sollen, auswandern. Darum häufen sich die Amide in den reifenden Früchten an. Und gerade die jungen Samenanlagen und die Vegetationspunkte der Sprosse sind regelmäßig, selbst bei den nitratreichsten Pflanzen, völlig frei von Salpetersäure, was kaum sein könnte, wenn die letztere erst hier zu Eiweißstoffen verarbeitet würde.

Die Verfolgung der Salpetersäure in der Pflanze ist uns erst ermöglicht worden durch die Anwendung des überaus empfindlichen Reagens, der Auflösung von Diphenylamin in Schwefelsäure, welche mit den kleinsten Mengen von Nitrat- oder Nitritlösungen lebhaft blaue Färbung giebt. Dieses bei der Analyse der Brunnenwässer gebräuchliche Mittel ist zuerst von Molisch als ein schätzbares Reagens in die Pflanzenphysiologie eingeführt worden, indem es in dem kleinsten Schnitte durch ein Pflanzengewebe Salpetersäure anzeigt, und die Reaction, wie ich gezeigt habe, durch keine der gewöhnlichen vegetabilischen Substanzen verhindert wird, während von denjenigen Stoffen, die mit den Nitraten und den Nitriten die gleiche Reaction theilen, keiner in Pflanzen vorkommt.

Die irrige Meinung, dass Nitrate aus anderen Stickstoffverbindungen erst in der Pflanze erzeugt werden, welche Liebig hegte und neuerdings Berthelot und André wiederum aussprachen, ist von Molisch und von mir widerlegt worden; denn man kann selbst die echten Salpeterpflanzen ganz nitratfrei erhalten, wenn man sie in nitratfreien Nährlösungen cultivirt oder wenn sie auf salpeterfreiem Boden wachsen; immer erst wenn ihren Wurzeln Nitrate gereicht werden, lassen sich solche auch in der Pflanze nachweisen.

An salpeterreichen einjährigen Pflanzen ist auch quantitativ die Vertheilung der Nitrate in der Pflanze bestimmt worden, so von Emmerling, von Frühling und Grouven und von Sorokin, wobei im Allgemeinen eine Abnahme derselben mit den Entfernungen von den Wurzeln und ferner anfangs eine Zunahme und dann eine bedeutende Verringerung der Gesammtmenge gegen die Zeit der Fruchtreife hin constatirt wurde. So hat besonders Sorokin in der Buchweizenpflanze an Salpetersäure in Procenten der Trockensubstanz gefunden: am 12. Tage nach der Keimung 1,869, am 33. Tage zur Blüthezeit 2,273, am 55. Tage zur Zeit der Fruchtbildung 2,422, am 85. Tage zur Fruchtreife 0,325. Die geringsten Mengen wurden immer in der Blattspreite gefunden.

Wenn Holzpflanzen im Sommer reich mit Nitraten erfüllt sind, wie Sambucus, da verschwindet im Herbst die Salpetersäure aus den oberirdischen Organen und nimmt während des Winters allmählich auch in den Wurzeln ab, wird also offenbar in dieser Zeit zu organischem Material verarbeitet. In den im Frühlinge sich neu entwickelnden Wurzeln erscheint dann Nitrat von neuem und verbreitet sich von hier aus wieder über die ganze Pflanze. Bei perennirenden Kräutern scheint bisweilen Nitrat im Rhizom oder in den Knollen während des Winters aufgespeichert zu bleiben (Dahlia, Asparagus).

Wo Nitrate in die oberirdischen Theile geleitet werden, kann dies nachweislich durch den im Holze aufsteigenden Wasserstrom geschehen. So fand ich z. B. beim Weinstock in 100 ccm des am 6. Mai aus dem noch unbelaubten Stamme ausgeflossenen Blutungssaftes 0,0933 g Salpetersäure. Doch ist auch eine Wanderung der Nitrate auf diosmotischem Wege in den parenchymatischen Geweben selbst als möglich anzunehmen.

Dass eine Beziehung des Chlorophylls und der Kohlensäure-Assimilation zu derjenigen der Nitrate besteht, hat Schimper durch die Beobachtung dargethan, wonach bei Pelargonium zonale bei sonnigem Wetter gar kein Nitrat, bei trübem Wetter deutlich solches in den Blättern zu finden war, sowie dass diese Pflanze, 4 Tage ins Dunkele gestellt, reichlich Nitrat in sich ansammelte, dasselbe aber, als sie dann 2 Wochen lang wieder am Lichte gewesen war, wieder ganz verbraucht hatte. Dagegen zeigte sich in chlorotischen, d. h. chlorophylllosen Blättern dieser Pflanze auch in der directen Sonne keine Abnahme der Nitratreaction. Auch fand er bei manchen Pflanzenarten in den Sonnenblättern kein Nitrat, wohl aber in Schattenblättern; oder es trat wenigstens eine stärkere Reaction in den letzteren ein. Nach der oben gegebenen Darstellung wird man diese Beziehung der Nitrat-Assimilation zum Chlorophyll und zum Lichte sehr leicht erklärlich finden. Wenn aber Schimper die Assimilation der Salpetersäure direct in die grüne Zelle verlegt und sie als eine Chlorophyllfunction ausgiebt, so ist er dafür den Beweis schuldig geblieben. Die Annahme, dass die Nitrate in den Blättern assimilirt werden, stammt aus der Zeit, wo man nur erst wenige Pflanzen in dieser Beziehung untersucht hatte und ein Aufsteigen der Nitrate bis nach den Blättern für allgemein zutreffend hielt. Nun könnte ja freilich von dem Standpunkte Schimper's aus eingewendet werden, dass die Unmöglichkeit in gewissen Pflanzen Nitrat nachzuweisen nur von der außerordentlich raschen Verarbeitung desselben herrühre. Ich habe aber von kräftig vegetirenden, im freien Lande wurzelnden Pflanzen der Lupine, perennirender Kräuter, sowie Holzpflanzen, welche constant salpeterfrei in ihren oberirdischen Theilen sind, einzelne Sprosse oder Blätter 24 bis 48 Stunden lang verdunkelt gehalten, ohne darnach auch nur eine Spur von Nitrat in ihnen entdecken zu können. Ebenso wenig konnte ich bei solchen streng salpeterfreien Holzpflanzen in den soeben aus den Knospen hervortretenden Frühlingssprossen, wo noch keine Kohlensäure-Assimilation stattfindet, und doch bereits reichliche Mengen Wasser und Nahrstoffe aus dem Boden eingeführt werden, etwas von Nitrat nachweisen. Auch den im Frühjahr aufgefangenen Blutungssaft der Birke fand ich nitratfrei.

Bei den vielen Pflanzen, wo die Nitrate auf die Wurzeln beschränkt sind, könnte man sich denken, dass erst die in den Wurzeln gebildeten Assimilationsproducte der Salpetersäure nach den oberirdischen Theilen geleitet werden. Es ist aber auch

denkbar, dass sich die Salpetersäure hier deshalb nicht weiter in der Pflanze verbreitet, weil ihr Stickstoff hier nur für die Ernährung der Wurzeln bestimmt ist. Da die Pflanzen auch den Stickstoff der Luft zu ihrer Ernährung gebrauchen können, so ist dieser Gedanke nicht unberechtigt. Auch wird er durch einen Versuch Müller-Thurgau's unterstützt, wobei die Wurzeln eines Weinstockes zum Theil in eine nitratfreie, zum Theil in eine nitrathaltige Nährlösung eintauchten und wobei die letzteren ungleich kräftiger als die ersteren sich entwickelten. Dieser Versuch scheint zu beweisen, dass Nitrat schon in den Wurzeln assimilirt werden kann, zu diesem Zwecke also nicht erst nach den Blättern zu gehen braucht. Bei vergleichenden Culturversuchen mit Lupinus luteus in nitrathaltigem und ganz stickstofffreiem Sande erhielt ich das Resultat, dass diese Pflanze in allen ihren oberirdischen Organen in beiden Fällen sich nahezu gleich gut entwickelt, dass sie also eine von denjenigen ist, für deren Ernährung Stickstoffverbindungen, und also auch Salpetersäure ohne wesentliche Bedeutung sind.

Literatur. Liebig, Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur etc. Braunschweig 1842. pag. 75. — Boussingault, Agronomie. Paris 1860. I. pag. 154. — Frühling und Grouven, Landwirthsch. Versuchsstationen. VIII. pag. 471 und IX. pag. 9 und 150. — Emmerling, Daselbst. XIV. pag. 136. — Tageblatt der Vers. deutscher Naturforscher. Magdeburg 1884. — Landwirthsch. Versuchsstationen. XXXIV. pag. 1. — Sorokin, Botan. Jahresbericht. 1875. pag. 871. — Berthelot und André, Compt. rend. Bd. 98. Nr. 25 und Bd. 99. Nr. 8—17. — Molisch, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883. pag. 150. — Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 5. Mai 1887. — Müller-Thurgau, Botan. Centralbl. 1886. Nr. 21. — Wolff und Kreuzhage, Verhalten verschiedener Pflanzen gegen Zufuhr von Salpeterstickstoff. Landwirthsch. Jahrb. 1887. pag. 659. — Frank, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 29. December 1887. — Ernährung der Pflanze mit Stickstoff. Berlin 1888. — Serno, Landwirthsch. Jahrb. XVIII. pag. 877. — Schimper, Botan. Zeitg. 1888. Nr. 5.

B. Die Ernährung mit Ammoniak.

§ 79. Ammoniaksalze sind in allen Vegetationsböden enthalten, doch schwanken die Mengen davon in den verschiedenen Bodenarten nur zwischen 0,00012 und 0,00094 Procent; ebenfalls spurenweise finden sie sich in den irdischen Gewässern, und zwar in den Flüssen zu 0,03 bis 0,5, in den Quellen zu 0,03, im Meerwasser zu 0,02 bis 0,05 Millionteł. Sie entstehen hier aus organischen Stickstoffverbindungen, wenn solche im Boden allmählich verwesen, auch aus der Luft kommen Spuren von Ammoniak mit dem Regenwasser in den Boden. Da das Ammoniak aber im Erdboden durch Oxydation meist ziemlich rasch in Salpetersäure sich umwandelt, so kommt es eben zu keiner irgend bedeutenden Ansammlung desselben. Auch wenn man schwefelsaures Ammoniak als Düngemittel anwendet, wird dasselbe im Boden alsbald nitrificirt.

Die Frage nach dem Nährwerth der Ammoniaksalze als solcher kann daher nur beantwortet werden durch künstliche Culturversuche in Nährstofflösungen oder in ausgeglühtem Sande, wo keine Nitrification des gegebenen Ammoniaks eintritt. Auf diesem Wege ist wiederholt bewiesen worden, dass chlorophyllhaltige höhere Pflanzen zur Entwickelung und zur Production von Pflanzenstickstoff gebracht werden können, wenn ihnen als einzige Stickstoffquelle ein Ammoniaksalz gegeben wird. Jedoch hat sich bei den bisher darauf geprüften Pflanzen im Vergleich mit einem

salpetersauren Salz Ammoniak als solches, d. h. so lange es nicht nitrificirt ist, immer als von weit geringerer Wirkung, manchmal sogar direct schädlich erwiesen. Umgekehrt sind dagegen für die Pilze Ammoniaksalze vorzügliche Stickstoffnahrungsmittel, welche hier meist der Salpetersäure weit überlegen sind. Jedoch hat LAURENT gefunden, dass unter den Schimmelpilzen die einen die Nitrate, die anderen Ammoniaksalze vorziehen; keiner derselben aber vermag Ammoniaksalze zu nitrificiren.

Ueber die Assimilation des Ammoniaks in der Pflanze wissen wir nichts Näheres. Es ist zu vermuthen, dass daraus zunächst Amide gebildet werden.

HAMPE konnte eine Maispflanze in Nährstofflösung, zu welcher neutrales phosphorsaures Ammoniak als einzige Stickstoffnahrung gegeben war, bis zur Bildung von Körnern erziehen, wobei die Pflanze 18,178 g Trockensubstanz lieferte und die organische Substanz derselben diejenige des ausgesäten Samens um das 134,6 fache übertraf. PITSCH sah in einem sterilisirten, mit schwefelsaurem Ammon gedüngten Boden Hafer und Gerste anfangs weit hinter den Parallelculturen mit Nitrat zurückbleiben, zuletzt aber dieselben einholen oder überholen. Dass dabei am Schlusse der Versuche keine Salpetersäure im sterilisirten Boden nachzuweisen war, ist indess kein Beweis, dass nicht Nitrification eingetreten war, da die Salpetersäure eben rasch von der Pflanze verzehrt, zum Theil im Boden auch wieder reducirt wird. In Parallelculturen mit Phaseolus vulgaris, wo die Nährstofflösungen gleich zusammengesetzt waren, nur mit dem Unterschiede, dass in der einen salpetersaurer Kalk, in der andern schwefelsaures Ammoniak und der Kalk als Chlorkalium und Kalkcarbonat gegeben wurde, sah ich die mit Nitrat ernährten Pflanzen bis zur Bildung zahlreicher Früchte und Samen, die mit Ammoniak versehenen dagegen nur bis zur Bildung von Blättern und Blüthen, aber nicht von Früchten sich entwickeln. Bei Cultur von Lupinen in geglühtem stickstofffreiem Sande, wo die Pflanzen ohne Hülfe der symbiotischen Pilze sich ernähren müssen, erhielt ich nach Düngung mit schwefelsaurem Ammoniak 2 Pflanzen mit 16 Samen und 14,176 g Trockensubstanz mit 0,099 g organischem Stickstoff, was auf den ausgesäeten Samen bezogen eine Vervielfältigung des Stickstoffes um das 5,4 fache bedeutet, während bei ebensolchen Culturen eine entsprechende Düngung mit Calciumnitrat in 4 Pflanzen 40 Samen und 23,305 g Trockensubstanz mit 0,313 g Stickstoff lieferte, was einer 8,6fachen Vervielfältigung des Stickstoffes entspricht. Freilich bleibt bei allen diesen Versuchen vorläufig unbekannt, wieviel die Pflanzen hierbei von dem Stickstoff der Luft Gebrauch gemacht haben.

Auch für Algen (Zygnemaceen) ist nach LÖW und BOKORNY Salpetersäure eine bessere Stickstoffquelle als Ammoniak, letzteres für Spirogyren sogar schädlich.

Bei den vergleichenden Düngungsversuchen im Ackerbau mit Chilisalpeter und schwefelsaurem Ammoniak hat auch vielfach der erstere sich gegen das letztere überlegen gezeigt, oder es haben die mit Ammoniak gedüngten Parzellen erst später die ersteren eingeholt, was sich wohl aus der allmählichen Nitrification des Ammoniaks im Boden erklären dürfte.

Ammoniak lässt sich zwar in Pflanzensäften auffinden, da es aber nachweislich auch als Spaltungsproduct der Proteinkörper in der Pflanze entstehen kann, so darf das in der Pflanze gefundene Ammoniak nicht ohne weiteres als von außen aufgenommen angesehen werden. In Ermangelung eines so empfindlichen mikrochemischen Reagens für Ammoniak, wie wir für die Salpetersäure besitzen, sind wir auch nicht im Stande, das Ammoniak so genau in der Pflanze zu verfolgen. Wenn wir nun auch über die Processe bei der Assimilation des Ammoniaks nicht näher unterrichtet sind, so ist doch jedenfalls die mehrfach aufgetauchte Ansicht, dass die Pflanze die in ihr enthaltene Salpetersäure aus aufgenommenem Ammoniak selbst erzeugt habe, entschieden falsch. BERTHELOT und ANDRÉ haben, wie oben erwähnt, zuletzt diese

Ansicht vertreten und glaubten damit die Nitrificationsthätigkeit gewisser niederer Organismen (S. 510) unter einen allgemeineren Gesichtspunkt bringen zu können. Ich habe Helianthus annuus und Phaseolus vulgaris, also Arten, die sich durch besondern Nitratreichthum auszeichnen, in völlig nitratfreien, nur Ammoniak als Stickstoffnahrung enthaltenden Lösungen cultivirt und in den sich leidlich gut entwickelnden Pflanzen, gleichgültig ob sie im Lichte oder im Dunkeln gehalten wurden, auch nicht eine Spur Salpetersäure nachweisen können, während in den mit Nitrat versetzten Parallelculturen diese Pflanzen sich reichlich damit erfüllten. Wenn also Pflanzen sich mit Ammoniak ernähren, so setzen sie dasselbe jedenfalls nicht erst in Salpetersäure um, sondern assimiliren es direct.

Dass Pflanzen mit ihren Blättern auch aus der Luft beziehendlich aus den Niederschlägen Ammoniak aufnehmen und verarbeiten können, ist durch Versuche von Sachs, Mayer und Schlösing bewiesen worden, wobei die oberirdischen Pflanzentheile entweder in einer flüchtiges kohlensaures Ammoniak enthaltenden Luft sich befanden oder die Blätter mit einer ganz verdünnten Lösung von kohlensaurem Ammoniak bepinselt wurden, und wonach die Pflanzen etwas mehr Trockensubstanz und organischen Stickstoff producirten als die nicht so behandelten Vergleichspflanzen. Immerhin fällt in Anbetracht der oben angegebenen spurenhaften Mengen von Stickstoffverbindungen in Luft und Niederschlagen diese Stickstoffquelle für die Pflanzen im Freien wenig ins Gewicht.

Literatur. Ville, Compt. rend. Bd. 43. pag. 612. — Birner und Lucanus, Landwirthsch. Versuchsstationen. VIII. 1866. pag. 148. — Hampe, Daselbst. IX. 1867. pag. 157. — Sachs, Jahresbericht f. Agriculturchemie. 1860—61. pag. 78. — Mayer, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1874. pag. 329. — Schlösing, Compt. rend. 1874. Bd. 78. pag. 1700. — Pitsch u. van Lockeren Campagne, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1887. pag. 891. — Löw u. Bokorny, Chemisch-physiol. Studien über Algen. Journ. f. prakt. Chemie. 1887. — Müntz, Compt. rend. Bd. 109. 1889. pag. 646. — Laurent, Recherches sur la valeur comparée des nitrates et des sels ammoniacaux. Ann. de l'Instit. Pasteur. 1889. — Frank, Ernährung der Pflanze mit Stickstoff. Berlin 1888. pag. 53.

C. Ernährung mit organischen Stickstoffverbindungen.

§ 80. Parasitische Pflanzen beziehen Stickstoff ebenso wie Kohlenstoff in organischer Form, wie es eben die Verhältnisse ihres Vorkommens mit sich bringen (S. 519).

Auch für die heterotrophen Pflanzen spielen solche Stickstoffverbindungen wahrscheinlich eine wichtige Rolle. Den mit ectotrophen Mykorhizen versehenen Humusbewohnern wird durch die ernährenden Pilze vermuthlich organischer Humusstickstoff zur Nahrung zubereitet, wie das erwähnte constante Fehlen von Nitrat in den Mykorhizen anzudeuten scheint (S. 565). Bei den pilzeverdauenden Humusbewohnern (S. 519) und den insektenfressenden Pflanzen (S. 519) handelt es sich im Grunde auch um Ernährung mit organischen Stickstoffverbindungen.

Aber auch die autotrophen Pflanzen machen von organischen Stickstoffverbindungen Gebrauch. Besonders sind für die ausgeprägtesten Saprophyten, für die Pilze, die schon oben (S. 550) genannten organischen Stickstoffverbindungen die besten Nahrungsmittel. Ebenso ist es durch Versuche erwiesen, dass die höheren chlorophyllhaltigen Pflanzen Stickstoff auch aus organischen Verbindungen gewinnen können. Besonders gilt dies von den verschiedenen in den animalischen Düngemitteln ent-

haltenen Körpern, namentlich von Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Glykokoll, Kreatin, Guanin, desgleichen von Asparagin, Leucin und Tyrosin, sowie Acetamid. Aber keine dieser Verbindungen hat sich hinsichtlich des Nährwerthes der Salpetersäure ebenbürtig erwiesen, woraus hervorgeht, dass solche Stoffe, als Düngemittel verwendet, den größten Effect erst dann hervorbringen, wenn sie soweit verwest sind, dass ihr Stickstoff in die Form von Salpetersäure übergegangen ist. Bei denjenigen autotrophen Pflanzen, wo eine Ernährung mit Humusverbindungen constatirt ist, dürfte es vielleicht auch mit auf den organischen Humusstickstoff abgesehen sein (S. 552).

Wenn Harnstoff als einzige Stickstoffverbindung gegeben wurde, konnte Hampe Maispflanzen bis zur Körnerbildung erziehen, wobei in den Nährlösungen kein Ammoniak sich bildete, vielmehr der Harnstoff als solcher von den Pflanzen aufgenommen wurde, wo er sich in Wurzeln, Stengeln und Blättern, aber nicht mehr in den Früchten nachweisen ließ. Ich habe gelbe Lupinen und Erbsen in stickstofffreiem sterilisirtem Sande, wo die symbiotischen Wurzelknöllchenpilze ausgeschlossen waren, nach Düngung mit Harnstoff bis zur Bildung von Körnern unter Vervielfältigung ihres Stickstoffgehaltes noch etwas besser als mit Ammoniak zur Entwickelung gebracht.

Harnsäure wird vielleicht erst nach Zersetzung in Ammoniak aufgenommen, da Hampe bei derartigen Versuchen solches in der Nährlösung auftreten und die darin cultivirten Maispflanzen nur schwächlich sich entwickeln sah.

Mit Hippursäure brachten Johnson Mais und Beyer Hafer unter Vermehrung des Trockengewichtes zur Entwickelung, wobei die Beobachtung gemacht wurde, die später Hampe und Wagner bestätigten, dass die Hippursäure in Benzoësäure und Glykokoll gespalten wird.

Glykokoll wurde von Knop und Wolf, von Hampe, sowie von Wagner als ein für die Maispflanze günstiges Stickstoffnahrungsmittel erkannt, womit die Pflanze bis zu reichlicher Körnerbildung gebracht werden konnte.

Mit Kreatin konnte Wagner Maispflanzen ebenfalls bis zur Körnerbildung erziehen; dieser Körper wurde als solcher von der Pflanze aufgenommen, denn es ließ sich in der letzteren noch unzersetztes Kreatin auffinden.

Leucin und Tyrosin sind besonders von W. Wolf für Roggen als brauchbare Stickstoffquellen nachgewiesen worden.

Salzsaures Guanin ist für Mais als taugliches Stickstoffnahrungsmittel von Johnson erkannt worden.

Asparagin, sowie Acetamid, als einzige Stickstoffverbindung zu Maispflanzen gegeben, sollen nach Bente ungefähr ebenso wie Ammoniak gewirkt haben.

Nach Löw und Bokorny sollen auch Algen mit Asparaginsäure, Urethan, Hydantoin, Kreatin ernährt werden können.

Ein durchgängig negatives Resultat, ja theilweise sogar direct schädliche Wirkungen hat man mit vielen anderen Stickstoffverbindungen, als Nitrobenzoësäure, Pikrinsäure, Amidobenzoësäure, Morphin, Chinin, Cinchonin, Coffeïn, Thiosinamin, Ferrocyan- und Ferridcyankalium erhalten.

Literatur. Hampe, Landwirthsch. Versuchsstationen 1865. pag. 308; 1866. pag. 225; 1867. pag. 49; 1868. pag. 180. — Cameron, Daselbst. 1866. pag. 235. — Johnson, Daselbst 1866. pag. 235. — Beyer, Daselbst. 1867. pag. 480; 1869. pag. 270. — Wagner, Daselbst. 1869. pag. 292; 1871. pag. 69. — Knop und Wolf, Chemisches Centralblatt. 1866. pag. 744. — W. Wolf, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1868. pag. 13. — Bente, Botan. Jahresbericht. 1874. pag. 838. — Löw und Bokorny, Chemisch-physiol. Studien über Algen. Journ. f. prakt. Chemie. 1887.

D. Ernährung mit elementarem Stickstoff.

§ 81. Ein unerschöpflicher Vorrath von Stickstoff, freilich im ungebundenen Zustande, liegt in der atmosphärischen Luft, die ja zu ungefähr 77 Volumtheilen aus Stickstoffgas und zu 23 aus Sauerstoffgas besteht, die kleinen Beimengungen von Kohlensäure nicht mitgerechnet. Auch in den Erdboden dringt die Luft in ungefähr derselben Zusammensetzung ein; so bestimmte Boussingault z. B. an einem fruchtbaren Wiesenboden, dass 34 Liter desselben 5,5 Liter Luft enthielten von der Zusammensetzung 78,80 *N*, 19,41 *O*, 1,79 CO_2. Von Wichtigkeit ist, dass dieser Stickstoff den Pflanzen nicht nur im gasförmigen Zustande geboten wird, sondern auch aufgelöst im Wasser. Denn alle Niederschläge und irdischen Gewässer, und somit auch die Feuchtigkeit des Erdbodens enthalten atmosphärische Luft absorbirt. Saussure erhielt aus 1 Liter frischem Regenwasser nach einstündigem Auskochen 20,50 ccm Luft, bestehend aus 43,46 *N*, 6,73 *O* und 0,31 CO_2. Im Meerwasser hat man 2,06 Volumprocente Luft gefunden, welche die Zusammensetzung 50,62 *N*, 33,48 *O*, 15,90 CO_2 hatte. Es zeigt dies, dass elementarer Stickstoff sämmtlichen Land- und Wasserpflanzen zugänglich ist.

Bis in die neueste Zeit galt in der pflanzlichen Ernährungslehre der von Boussingault aufgestellte Satz, dass der freie Stickstoff für die Pflanzen bedeutungslos sei, dass er von ihnen nicht assimilirt werden könne. Es ist aber in den letzten Jahren von verschiedenen Forschern gezeigt worden, dass dieses dennoch geschieht und zwar, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, in großer Verbreitung im Pflanzenreiche. Es ist klar, dass mit der Erkenntniss dieser Thatsache auch für den Ackerbau ganz neue Gesichtspunkte auftraten, weil durch die Möglichkeit, die Pflanze mit dem kostenlos dargebotenen Luftstickstoff zu ernähren, eine Verbilligung der Pflanzenproduction in Aussicht gestellt ist. Thatsächlich könnte man unter dieser Voraussetzung behaupten, dass die Pflanze von der Luft lebt, wenigstens dass sie ihre wichtigsten Elemente Kohlenstoff und Stickstoff von dort entlehnt und nur Wasser und mineralische Nährstoffe vom Boden verlangt.

Mit der Erkenntniss, dass die Pflanzenwelt elementaren Stickstoff in pflanzlichen Stickstoff umwandelt, ist auch für diesen Gemengtheil der atmosphärischen Luft geradeso wie für den Kohlenstoff ein Kreislauf in der Natur constatirt. Es finden nämlich dauernd auf der Erde Processe statt, durch welche aus Stickstoffverbindungen freier Stickstoff entbunden wird: die Zerstörung, welcher die stickstoffhaltigen Ueberreste der Thier- und Pflanzenwelt durch Fäulniss und Verwesung auf der Erde immer wieder anheimfallen, ist mit einem Freiwerden eines Theiles ihres Stickstoffes verbunden, welcher wieder in die Luft zurückgeht; auch die Reduction, welche ein Theil der Nitrate im Erdboden erleidet, erfolgt unter Entwickelung von Stickstoffgas; pflanzenfreier Erdboden verliert daher an der Luft langsam einen Theil seines Stickstoffgehaltes; auch im thierischen Stoffwechsel hat man eine Entbindung von gasförmigem Stickstoff, die in

der Respiration zu Tage tritt, nachgewiesen. Es müsste daher im Laufe der Jahrtausende eine Ueberfüllung der Luft mit Stickgas und ein Verschwinden der Stickstoffverbindungen von der Erde eingetreten sein, wenn nicht durch umgekehrte Processe wieder eine gleich ausgiebige Bindung von Stickstoff erfolgte. Eine solche ist aber in der Natur, von der sehr wenig leistenden Wirkung des elektrischen Funkens auf den Luftstickstoff abgesehen, nur in dem Ernährungsprocess der Pflanzenwelt gegeben.

Die Befähigung, elementaren Stickstoff zu assimiliren, ist von mir nachgewiesen worden erstens für gewisse niedere Pilze, zweitens für chlorophyllhaltige Pflanzen, und zwar für niedere einzellige Algen sowie für Phanerogamen aus verschiedenen natürlichen Familien. Der Nachweis geschieht dadurch, dass man ein Minimum von Sporen, beziehendlich einen Samen der betreffenden Pflanzen in ein mit den erforderlichen sonstigen Nährstoffen versetztes, aber stickstofffreies Substrat aussäet und der Cultur atmosphärische Luft zuführt, welche vorher durch Schwefelsäure geleitet und dadurch von den etwaigen beigemengten Spuren von Ammoniak befreit worden ist, also den Stickstoff nur im ungebundenen Zustande den Pflanzen zuführt, oder aber dadurch, dass man die Pflanzen zwar in freier Luft, aber vor Regen geschützt cultivirt und sie nur mit destillirtem Wasser begießt, wobei man durch ein Gefäß mit Salzsäure controlieren kann, ob und wieviel die umgebende Luft Ammoniak enthält. Zu diesen Culturen benutzt man einen stickstofffreien oder auch einen stickstoffhaltigen Boden. Vergleicht man nun die Stickstoffmenge, welche in dem ausgesäeten Samen und eventuell in dem angewendeten Boden vor der Cultur enthalten ist, mit derjenigen Stickstoffmenge, welche in der producirten Pflanzensubstanz und im Boden nach der Cultur gefunden wird, so ergiebt sich eine Vermehrung der Stickstoffverbindungen, während gleichgroße Quantitäten desselben Bodens, völlig vegetationslos gelassen, aber im übrigen ebenso behandelt, keine Zunahme an gebundenem Stickstoff, vielmehr gewöhnlich eine Abnahme erkennen lassen.

Ueber den Modus dieser Stickstoff-Assimilation befinden wir uns aber noch ganz im Unklaren, um so mehr als dieses Element auf anorganischem Wege nur schwer in Verbindung überzuführen ist. Es muss sich um Stickstoffgas handeln, welches in dem in der Zelle vorhandenen Wasser im absorbirten Zustande enthalten ist, also vielleicht um die Assimilation von stickstoffhaltigem Wasser, etwa in ähnlicher Weise wie daraus durch den elektrischen Funken Stickstoffverbindungen entstehen. Doch könnte ebensowohl vermuthet werden, dass der elementare Stickstoff sogleich in den Atomverband einer kohlenstoffhaltigen organischen Verbindung eintritt. Die Befähigung zu dieser Assimilation muss aber, wenn man die oben erwähnten Pflanzen berücksichtigt, bei denen sie nachgewiesen worden ist, schon in ganz einfach gebauten lebenden Pflanzenzellen gegeben sein, ja sie kann nicht an besondere Organe der Zelle, etwa an Farbstoffkörper, wie die Kohlensäure-Assimilation gebunden sein, sondern muss als eine Function des gewöhnlichen lebenden Protoplasmas betrachtet werden, wie ja die Pilze beweisen.

1. Pilze. Die Beobachtung JODIN's, welcher Schimmelpilze in Flüssigkeiten, die organische Kohlenstoffverbindungen, aber keine Stickstoffverbindung enthielten, zu reichlicher Entwickelung kommen sah, ist bei den neueren Mykologen unbeachtet geblieben; diese leugnen die Möglichkeit, dass niedere Pilze elementaren Stickstoff assimiliren können. Ich habe dies jedoch für Penicillium cladosporioides, das sehr gewöhnlich spontan in zuckerhaltigen Flüssigkeiten sich anzusiedeln pflegt, bewiesen. In vollkommen stickstofffreien Nährlösungen von reinem Traubenzucker und den erforderlichen Aschenbestandtheilen wurden Sporen jenes Pilzes eingesät, die Glaskolben, in denen sich diese Flüssigkeit befand, derart verschlossen, dass zeitweise ein Luftstrom durch die Gefäße geleitet werden konnte, der vorher durch Waschung in Schwefelsäure von allen etwaigen Ammoniakbeimengungen befreit worden war. Der Pilz entwickelte sich darin allerdings viel langsamer, als wenn ihm Stickstoffverbindungen geboten sind, aber nach einer Reihe von Monaten waren die Flüssigkeiten ganz mit Pilzmasse erfüllt und gaben bei der gewöhnlichen Stickstoffprobe (Verbrennen mit Natronkalk) eine starke Ammoniakentwickelung, während die Flüssigkeit vor der Anzucht des Pilzes keine Spur dieser Reaction zeigte. Eine solche Cultur von 65 ccm Flüssigkeit war nach 10 Monaten ganz von Pilzmasse erfüllt und ergab 0,0035 g Stickstoff. Es können also Pilze freien Stickstoff assimiliren und sich sogar allein mit solchem ernähren, wenn alle anderen Existenzbedingungen gegeben, der Stickstoff aber nur in elementarer Form geboten ist. Möglicherweise sind daher die sehr stickstoffbedürftigen Pilze ausgedehnter, als man bis jetzt glaubte, stickstoffbindende Organismen.

2. Algen. An der Oberfläche des Erdbodens wachsen im Freien überall gewisse Algen, Formen von Ulothrix, Pleurococcus, Oscillaria etc., durch deren Vermehrung schon eine Zunahme des Stickstoffgehaltes der obersten Bodenschicht erfolgen kann. Wenn ich ein Quantum solchen natürlichen Bodens, oder auch einen künstlich bereiteten, aus geglühten reinen Quarzkörnern bestehenden und mit einer stickstofffreien Nährlösung befeuchteten Boden, in welchen eine Spur jener Algenkeime eingeimpft worden war, in Glaskolben brachte, und diese mit einer Zuleitung verband, durch welche nur ammoniakfreie, nämlich mit Schwefelsäure gewaschene Luft ins Innere der Gefäße eingeführt wurde, so vermehrten sich diese Erdalgen im Verlauf einiger Monate so stark, dass der Boden sich ganz mit einem grünen Ueberzuge bedeckte. Die Analyse der Bodenproben ergab dann eine deutliche Zunahme an gebundenem Stickstoff. Wenn dagegen der Versuchsboden vorher sterilisirt und nicht geimpft worden war, so unterblieb die Ergrünung desselben, also die Entwickelung der Algenvegetation, und es wurde keine Vermehrung des Stickstoffes gefunden. Das gleiche Resultat ergab sich, wenn ich den nicht sterilisirten oder geimpften Boden im Dunkeln hielt, offenbar, weil das Licht eine nothwendige Bedingung für diese auf Assimilation von Kohlensäure angewiesenen Algen ist. Bei neueren derartigen Versuchen, wo der absolut stickstofffreie Sand mit einer mikroskopisch kleinen Spur solcher Algenkeime geimpft worden war, erhielt ich nach 10 Monaten eine lebhafte Ergrünung des ganzen Sandes; dieser ergab alsdann mit reinem Natronkalk geprüft die evidenteste Ammoniakbildung; und in einer 22,3 g betragenden Portion Sandes aus einer solchen Cultur wurde quantitativ der organische Stickstoff zu 0,0036 g bestimmt. Es ist damit die Stickstoffbindung des unbewachsenen Bodens auf die Thätigkeit lebender Algen zurückgeführt. Eine Bereicherung des Ackerbodens an Stickstoff aus der Luft ist schon von BOUSSINGAULT, besonders aber in jüngerer Zeit von BERTHELOT constatirt worden. Der Letztere hatte bereits die Ansicht vertreten, dass hierbei Organismen im Spiele seien; über die Natur der letzteren blieb er jedoch im Ungewissen; er sprach nur generell von „Mikroben“ und hat ohne Zweifel Bakterien im Sinne gehabt. Jedenfalls deuteten die Beobachtungen BERTHELOT's, wonach auf 100° C. erhitzter Boden keine Stickstoffaufnahme zeigt, und wonach eine genügende Porosität und ein mäßiger Wassergehalt des Bodens, sowie Anwesenheit von Sauerstoff Bedingungen hierzu sind, auf die Betheiligung lebender Wesen hin. Auch standen damit die Angaben von GAUTIER und DROUIN im Einklange, dass der vom Boden aufgenommene Stickstoff sich hier in organische Substanz

verwandelt. Der Widerspruch SCHLÖSING's gegen eine Stickstoffbindung im unbewachsenen Erdboden hat Nichts zu sagen, da seine Versuche nur beweisen können, dass bei der von ihm gewählten Methode die Keime der stickstoffbindenden Algen nicht vorhanden oder die Bedingungen für ihre Entwickelung nicht gegeben waren. Und wenn SCHLÖSING zur Impfung des Versuchsbodens den Inhalt von Leguminosen-Wurzelknöllchen verwendete, so that er dies aus Unkenntniss der einschlagenden biologischen Verhältnisse und hat damit höchstens bewiesen, dass die Knöllchenbacterien außerhalb der Pflanze im Boden keinen freien Stickstoff assimiliren. Die von mir nachgewiesene stickstoffbindende Wirkung der Erdbodenalgen wird natürlich da nicht hervortreten können, wo die stickstoffentbindenden Processe vorwalten, welche im Erdboden bei der Zersetzung organischer Stoffe und bei der Reduction der Nitrate eintreten.

3. Phanerogamen. Schon VILLE hatte im Anfange der fünfziger Jahre für die höheren Pflanzen die Fähigkeit freien Stickstoff zu assimiliren behauptet, weil er bei seinen Culturen in geglühtem Sande gefunden hatte, dass die Stickstoffmenge der geernteten Pflanze größer war, als das Quantum von Stickstoff, welches in dem ausgesäten Samen und in der Düngung von genau bestimmtem Stickstoffgehalte gegeben war, wenn dabei der Verlust von Stickstoff eingerechnet wurde, der in ebensolchen aber vegetationslosen Bodenmischungen sich einstellte. Gleichzeitig kam aber BOUSSINGAULT auf Grund seiner Versuche zu der gegentheiligen Auffassung, dass die Pflanzen den freien Stickstoff nicht zu verwerthen im Stande sind, eine Ansicht, welche bis in die neueste Zeit in der Pflanzenphysiologie die herrschende war. Unbestritten sind die Versuche dieses französischen Forschers mit der größten Exactheit angestellt und äußerlich völlig einwurfsfrei. Er ließ Bohnen- oder Lupinenpflanzen in einem künstlich zubereiteten, mit Nährsalzen versetzten, aber stickstofffreien Boden innerhalb luftdichtschließender Glasballons oder Glaskäfige sich entwickeln, wobei von Ammoniak befreite, also den Stickstoff nur im unverbundenen Zustande enthaltende Luft immer von neuem mit Hülfe eines Aspirators zugeleitet wurde; nach Abschluss des Versuches bestimmte er den Stickstoffgehalt der Pflanzen und des Bodens und verglich ihn mit demjenigen des ausgesäten Samens. Zwar erhielt auch er in einigen seiner Versuche eine kleine Stickstoffzunahme, doch legt er nur auf diejenigen Versuche Gewicht, wo die Analysen eine völlige Gleichheit von Aussaat- und Erntestickstoff ergaben, und dies wurde nun eben in dem Sinne gedeutet, dass die Pflanze den elementaren Stickstoff nicht assimiliren könne. Was aber den BOUSSINGAULT'schen Versuchen ihre Beweiskraft nimmt, ist der Umstand, dass die meisten Landpflanzen in einer in Gefäßen eingeschlossenen Luft, auch wenn man diese durch einen durchgehenden Luftstrom erneuert, schon allein aus diesem Grunde sehr kümmerlich und abnorm sich entwickeln, wie es denn auch in jenen Versuchen der Fall war. An einer kranken Pflanze kann aber sehr wohl eine Thätigkeit unterdrückt sein, die unter normalen Bedingungen ausgeübt wird.

Lässt man die Pflanzen an freier Luft und unter sonst günstigen Bedingungen wachsen, so entwickeln sie sich in jeder Beziehung normal und ergeben einen namhaften Stickstoffgewinn. Solche Versuche, wobei ein stickstofffreier Boden, oder ein solcher von bekanntem Stickstoffgehalt benutzt wird, die Pflanzen mit dem Boden in Glasschalen oder Glastöpfen an einem vor Regen geschützten Orte stehen und nur mit destillirtem Wasser begossen werden, und wobei in der Ernte und im Boden mehr Stickstoff gefunden wird, als in der Aussaat und im Boden vor dem Versuche enthalten war, sind von JOULIE mit Buchweizen, Raygras und Bastardklee, von ATWATER mit Erbsen, von mir mit Lupinen, Erbsen, Bohnen, Hafer, Raps, Buchweizen, Ackerspark, von HELLRIEGEL mit Erbsen, Lupinen, Serradella angestellt worden. Der Versuch in dieser Form darf als beweiskräftig gelten, da hierbei mehrfach die Luft durch Aufstellen von Schalen mit Salzsäure, einer Flüssigkeit, die ja sehr begierig Ammoniak absorbirt, als ammoniakfrei oder nur minimale Mengen davon enthaltend erkannt worden ist. Es mögen hier einige meiner Versuche angeführt sein, zugleich mit den Parallelversuchen, in denen das Verhalten des Stickstoffes in dem nämlichen Erdboden bei Ausschluss der Versuchspflanzen zu erkennen ist. Die Versuchsboden

waren durch Absieben und sorgfältige Mischung in einen homogenen Zustand gebracht worden.

I. Versuche in Lehmboden.

Ausgesäte Versuchspflanze	Ernte	Stickstoff in der Aussaat g	Stickstoff in der Ernte g	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent vor dem Versuch	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent nach dem Versuch
1. Ohne Aussaat	—	—	—	0,118	0,110
2. Avena sativa, 20 Körner	32,52 g Trockensubstanz, worin ca. 530 reife Körner	0,0142	0,487	0,118	0,131
3. Brassica napus, 40 Körner	30,18 g Trockensubstanz, worin 245 reife Schoten mit je 10—20 Samen	0,0033	0,377	0,118	0,125

II. Versuche in Sandboden, nach Düngung mit Kalk, Phosphorsäure und Kali.

Ausgesäte Versuchspflanze	Ernte	Stickstoff in der Aussaat g	Stickstoff in der Ernte g	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent vor dem Versuch	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent nach dem Versuch
1. Ohne Aussaat	—	—	—	0,0096	0,0172
2. Polygonum Fagopyrum, 20 Körner	10,354 g Trockensubstanz, worin 111 reife Körner	0,0070	0,0816	0,0096	0,0178
3. Spergula arvensis 0,669 g Samen	16,755 g Trockensubstanz samenreicher Pflanzen	0,0123	0,1106	0,0096	0,0101

Diese Versuche zeigen deutlich, dass eine Erwerbung von Stickstoff stattfindet, die sich durch Zufuhr von Stickstoffverbindungen aus dem Boden allein nicht erklären lässt, indem sogar der letztere mehr oder weniger an Stickstoff dabei gewinnt, was nur daher rühren kann, dass die feinen Wurzelreste der Pflanzen, die sich aus dem Boden nicht absondern lassen, zur Vermehrung der organischen Substanz desselben beigetragen hatten. Wie wir schon bezüglich des Kohlenstoffes eine Bereicherung des Bodens durch die Abfälle der Vegetation kennen gelernt haben, so constatiren wir dies hier auch bezüglich des Stickstoffes und berühren damit wieder eine für den Pflanzenbau hochwichtige Thatsache.

Genügend ausgedehnte Versuche, welche beurtheilen ließen, in welchem Umfange bei Phanerogamen die Fähigkeit, elementaren Stickstoff zu assimiliren, verbreitet ist, liegen noch nicht vor. Auch ob sich hierin bestimmte Unterschiede machen lassen bei autotrophen und bei heterotrophen, sowie bei den pilzeverdauenden Pflanzen, desgleichen bei den Parasiten, bleibt zum Theil noch künftiger Entscheidung vorbehalten. Bis jetzt liegen erst Versuche vor bezüglich einer Anzahl autotropher Pflan-

zen und bezüglich der pilzeverdauenden Leguminosen. Für beide trifft, soweit bis jetzt bekannt, gleichmäßig zu, dass die Pflanze in ihrer ersten Jugend nicht ohne weiteres fähig ist, sich genügend mit freiem Stickstoff zu ernähren. Sie besitzt in den Samen einen Vorrath von organischen Stickstoffverbindungen, welcher zur ersten Ernährung des Keimpflänzchens bestimmt ist, und selbst nach Aufzehruug dieser Reservestoffe bedarf sie noch zu ihrer weiteren Ernährung Stickstoffverbindungen, ehe sie diejenige Erstarkung erlangt hat, wo sie in ausgiebigem Grade den freien Stickstoff verarbeiten kann, was immer erst dann der Fall zu sein scheint, wenn die Pflanze über einen gewissen Apparat normaler Blätter verfügt. Hiermit ist aber ausgesprochen, dass diese Pflanzen in ihrer Jugendperiode die Stickstoffverbindungen nicht entbehren können. Versuche, diese Phanerogamen in einem völlig stickstofffreien Boden zur Entwickelung zu bringen, auch wenn derselbe die nöthigen übrigen Nährstoffe enthält, geben nur höchst kümmerliche Pflanzen, welche durch Kleinerbleiben ihrer Blätter und durch eine mangelhafte Chlorophyllbildung, also durch eine mehr gelbgrüne Farbe ihren Stickstoffhunger verrathen und meist vorzeitig zu Grunde gehen. Es giebt nun zweierlei Mittel, um diesen Stickstoffhunger, der hier aus der Ohnmacht, den freien Stickstoff genügend zu verarbeiten, entspringt, zu überwinden. Das eine ist ein ganz universelles: es trifft wahrscheinlich für alle autotrophen höheren Pflanzen und auch für die Leguminosen zu und besteht einfach darin, dass der Pflanze Stickstoffverbindungen im Erdboden zur Verfügung gestellt werden. Vergleicht man die kümmerlichen Culturen in völlig stickstofffreiem Boden mit eben solchen Culturen, wo ein gleicher, aber mit Nitrat, Ammoniak oder sonst einer tauglichen Stickstoffverbindung gedüngter Boden verwendet wird, so zeigen sich die letzteren den ersteren überlegen, meist in steigendem Grade mit steigender Menge gegebener Stickstoffverbindungen. Es gilt dies gleichmäßig von Nicht-Leguminosen und von Leguminosen, vorausgesetzt, dass die letzteren die ihnen eigenen Wurzelknöllchen nicht besitzen, dass sie also ohne ihren gewöhnlichen Symbiosepilz (S. 269) sich entwickeln, was man durch Verwendung eines künstlich zubereiteten oder eines sterilisirten Bodens erzielen kann. Ein zweites Mittel ist auf die Leguminosen beschränkt und liegt in ihrer Symbiose mit dem Spaltpilze, welcher in den Wurzelknöllchen dieser Pflanzen zur Entwickelung kommt. Wie Hellriegel zuerst gezeigt hat, ersetzt der Besitz der Wurzelknöllchen den Leguminosen die Ernährung mit Stickstoffverbindungen, so dass also diese Pflanzen mit Hülfe dieses Mittels des gebundenen Stickstoffes gänzlich entbehren können, den Stickstoffhunger ihrer Jugendperiode überwinden, Blätter von normaler Größe und normalem Chlorophyllgehalte bekommen und die Fähigkeit elementaren Stickstoff zu assimiliren erwerben. Zum Belege mögen einige meiner diesbezüglichen Versuche hier Platz finden (Fig. 224, S. 580). Der erstere mit Erbsen ist in einem absolut stickstofffreien Boden angestellt worden, welcher durch Glühen und Auswaschen von reinem Quarzsand erhalten worden war. Glastöpfe wurden mit solchem Sande gefüllt; in jeden wurden zwei Samen ausgesäet; begossen wurde mit einer stickstofffreien Nährlösung, welche pro Liter enthielt 7 $MgSO_4$, 8 KCl, 30 $CaCO_2$, 13 K_2HPO_4, und zwar bekam jedes Gefäß 1,16 g, das größere Gefäß 2,32 g dieses Nährstoffgemisches. Die so hergerichteten Culturgefäße wurden vor dem Einsäen der Erbsen sterilisirt; die Impfung behufs Einführung des Symbiosepilzes geschah mit je 4 g eines Ackerbodens, welcher vorher Erbsen getragen hatte. Zu den Versuchen mit gelben Lupinen diente ein heller, humusloser Sandboden, der vorher mit Mergel, Thomasschlacke und Kainit gedüngt worden war und in diesem Zustande 0,00962 % Stickstoff aufwies. Die Impfung geschah hier mit je 4 g eines Lupinenacker-Bodens. Sämmtliche Culturen wurden im Freien unter einem aus Glas construirten Regenschutzdach vorgenommen und nur mit destillirtem Wasser begossen. Bei der Ernte erwiesen sich alle Pflanzen in den sterilisirten Böden frei von Wurzelknöllchen, in den geimpften sämmtlich mit solchen versehen, sie stellten also in der That den nicht symbiotischen und den symbiotischen Zustand vor. Die Bilanz des Stickstoffes ergiebt sich aus den nachstehenden Zahlen.

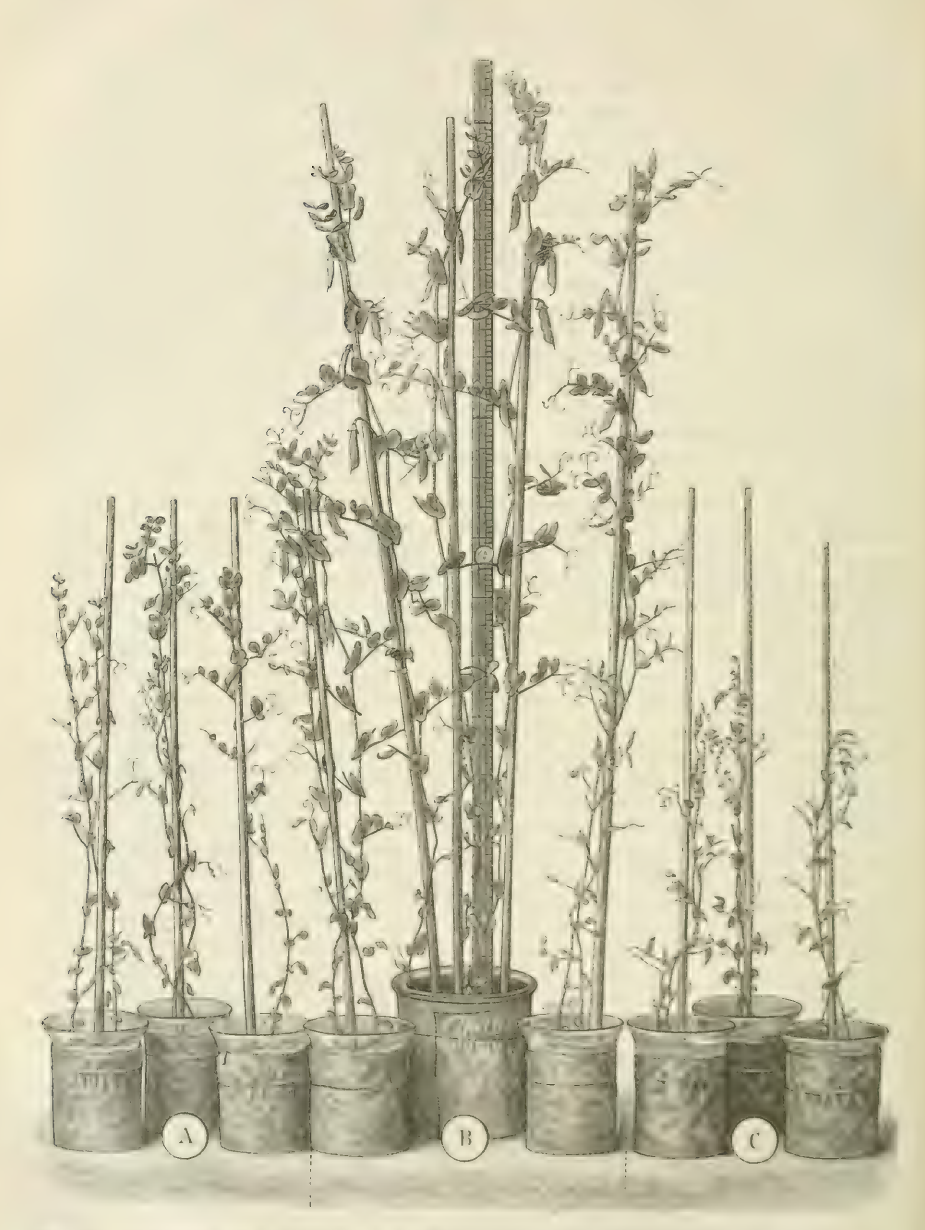


Fig. 221. Parallelcultur von Erbsen im symbiotischen und nicht symbiotischen Zustande, jede Serie umfasst drei Culturgefäße; *B* die symbiotischen Pflanzen im stickstofffreien Boden; *C* die nicht symbiotischen in dem gleichen Boden; bei *A* zum Vergleich die nicht symbiotischen Pflanzen nach Zusatz einer Gabe von Nitrat. Nach photographischer Aufnahme.

I. Erbsen in stickstofffreiem Boden.

Boden	Zahl der Versuchspflanzen	Ernte	Stickstoff in der Aussaat und ev. Impfung g	Stickstoff in der Ernte g	Stickstoff Vervielfältigung
Ungeimpft	6	2,994 g Trockensubstanz mit 0 Samen	0,036	0,0263	—1,38fach
Geimpft	4	12,089 g Trockensubstanz mit 43 Samen	0,028	0,2303	+8,23 „

II. Lupinen in Sandboden.

Boden	Zahl der Versuchspflanzen	Ernte	Stickstoff in der Aussaat und ev. Impfung g	Stickstoff in der Ernte g	Stickstoff Vervielfältigung	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent vor dem Versuch	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent nach dem Versuch
Sterilisirt, ungeimpft	6	11,455 g Trockensubstanz mit 2 Samen	0,042	0,114	2,7fach	0,00962	0,01808
Sterilisirt, geimpft	6	38,754 g Trockensubstanz mit 86 Samen	0,048	0,777	16,2 „	0,00962	0,02432

Ergebnisse dieser Art wurden von Hellriegel, dem sich Prazmowski darin angeschlossen hat, dahin ausgelegt, dass den Pflanzen freier Stickstoff nur durch die Pilze, welche in den Wurzelknöllchen der Leguminosen leben, assimilirt werde, dass daher diese Fähigkeit den Nicht-Leguminosen, welche keine solche Wurzelknöllchen haben, abgehe. Es war diesen Forschern aber nicht bekannt, dass auch die Nicht-Leguminosen elementaren Stickstoff assimiliren, und dass die Leguminosen dasselbe thun, auch wenn ihnen die Knöllchenpilze fehlen und sie dafür durch Düngung mit Stickstoffverbindungen bis zu einem gewissen Erstarkungsgrade gebracht worden sind. Da die letztere Thatsache von Wichtigkeit für die vorliegende Frage ist, so mag hier von meinen diesbezüglichen Versuchen ein mit Erbsen angestellter Platz finden. Dieselben sind in derselben Art, wie die eben erwähnten ausgeführt worden; als Boden diente ein gleichförmig zubereiteter humushaltiger Sand, welcher vor dem Versuche einen Stickstoffgehalt von 0,1076 Procent aufwies. Die in den sterilisirten ungeimpften Boden ausgesäten Pflanzen entwickelten sich ohne Wurzelknöllchen, also ohne Pilzsymbiose, die geimpften regelrecht mit Knöllchen.

III. Erbsen in Humusboden.

Boden	Zahl der Versuchspflanzen	Ernte	Stickstoff in der Aussaat und ev. Impfung g	Stickstoff in der Ernte g	Stickstoff Vervielfältigung	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent vor dem Versuch	Stickstoffgehalt des Bodens in Procent nach dem Versuch
Sterilisirt	3	27,061 g Trockensubstanz mit 28 Samen	0,0282	0,3705	13,1fach	0,1076	0,1316
Sterilisirt und geimpft	3	36,682 g Trockensubstanz mit 38 Samen	0,0325	0,6439	19,8 „	0,1076	0,1184

Die Bedeutung der Wurzelknöllchenpilze in der Ernährung der Leguminosen beschränkt sich also darauf, dass sie ein kräftiges Förderungsmittel für die Ernährung und Entwickelung der Pflanze bilden, aber kein Specificum für Assimilation freien Stickstoffs, da die Leguminose für sich allein schon diese Fähigkeit ebenso wie die Nicht-Leguminose besitzt und also zwischen diesen beiden Kategorien von Pflanzen gar kein principieller Unterschied besteht.

Die Frage, ob das Rhizobium der Leguminosen-Knöllchen specifisch besonders befähigt ist, freien Stickstoff zu assimiliren, habe ich zu prüfen gesucht durch Reinzüchtung desselben in künstlichen Nährstofflösungen, was sehr leicht gelingt. Während sich nun dieser Spaltpilz in Flüssigkeit, wo ihm organische Stickstoffverbindungen, z. B. Asparagin oder Gelatine geboten ist, ungemein stark vermehrt, zeigt er in absolut stickstofffreien Nährgemischen, in denen eine organische Kohlenstoffverbindung, z. B. Zucker zugegen ist, und zu welchen atmosphärische Luft Zutritt hat, eine kaum bemerkbare Vermehrung. Bis jetzt liegt nun kein Beweis vor, dass der Pilz in der Pflanze sich anders verhielte; und so wäre die Annahme nicht unberechtigt, wenn auch nicht bewiesen, dass er hier ebenfalls nur durch den Einfluss und durch die Ernährungsthätigkeit der Pflanze zur Entwickelung und zu jener überschwenglichen Eiweißbildung gebracht wird, von der S. 271 die Rede war. Dass das in den Knöllchen sich entwickelnde Rhizobium mit organischem Kohlenstoff von der Pflanze ernährt wird, kann als erwiesen gelten. Denn während der Entwickelung des bakteroidenführenden Gewebes sind in den Zellen desselben reichliche Mengen von Stärkemehl nachzuweisen, die in dem Maße verschwinden als die Bakteroidenbildung fortschreitet. Auch ist bekannt, dass die Wurzelknöllchen ganz unentwickelt bleiben, und dass keine bedeutende Bakteroidenbildung in ihren Zellen erfolgt, wenn die Pflanze verdunkelt und also an der Kohlensäure-Assimilation verhindert wird. Ob nun freilich auch der Stickstoff dem Rhizobium von der Pflanze in Form organischen Materiales geliefert wird oder ob es sich diesen aus elementarem Stickstoff erwerben kann, ist eben noch eine offene Frage. Bereits de Vries, Schindler und Brunchorst deuteten die Wurzelknöllchen für Eiweißfabriken. War ja doch auch durch die makrochemischen Analysen von Troschki festgestellt, dass dieselben an Rohprotein und Eiweiß, sowie an Kali und Phosphorsäure weitaus reicher als die gewöhnlichen Wurzeln sind. Die genannten Forscher nahmen an, dass die durch die Wurzeln aus dem Boden aufgenommenen Stickstoffverbindungen in den Knöllchen in eiweißartige Stoffe umgesetzt werden. Diese Ansicht kann aber wenigstens nicht uneingeschränkt gelten, seit wir wissen, dass auch in absolut stickstofffreiem Boden eiweißreiche Knöllchen gebildet werden können. Ich habe nun in wachsenden Knöllchen von Lupinen und Erbsen Asparagin nachweisen können, was sich wohl so deuten lässt.

dass dasselbe zusammen mit Stärkemehl in die Knöllchen von der Pflanze her eingeführt wird und das Material zur Bildung des Eiweißes in den Knöllchen darstellt. Der Umstand aber, dass durch meine künstlichen Culturversuche mit dem Rhizobium die Trägheit desselben gegenüber dem freien Stickstoff erkannt worden, und dass auf der andern Seite an der nicht symbiotischen Phanerogame die Fähigkeit, freien Stickstoff zu assimiliren, nachgewiesen ist, macht es dermalen wahrscheinlicher, dass der elementare Stickstoff nicht in den Wurzelknöllchen assimilirt wird. Sollte dieses zutreffen, so würde die Bedeutung der Pilzsymbiose für die Ernährung der Leguminosen darin zu suchen sein, dass durch die Gegenwart des Pilzes ein Impuls auf die Pflanze ausgeübt wird, wodurch die Lebensthätigkeiten derselben und damit zugleich die Fähigkeit, freien Stickstoff zu assimiliren, activirt werden und dass die Pflanze so gezwungen wird, nicht nur für ihre sondern auch für die Ernährung ihres Genossen das nöthige Material herbeizuschaffen. Die Wirkung des Pilzes auf die Pflanze wäre also nur ein Mittel für seine eigenen Zwecke, d. h. für seine Existenz und Vermehrung. Mag nun aber der Pilz seinen Stickstoff beziehen, auf welchem Wege es auch sei, jedenfalls fällt er, nachdem er von der Pflanze gutwillig in seiner Entwickelung geduldet, schließlich in einer großen Anzahl seiner Nachkommen mit dem erworbenen Eiweißmateriale seinem Wirthe zum Opfer, der ihn verdaut, wie es oben S. 272 näher dargelegt worden ist.

Ueber den eigentlichen Sitz der Assimilation des freien Stickstoffes in der Pflanze sind wir vorerst nur auf Vermuthungen angewiesen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass man ihn im Protoplasma einer jeden lebenden Pflanzenzelle, also in allen Pflanzentheilen zu suchen hat, wenn auch je nach Organen in ungleichem Grade. Denn wir müssen ihn ja in der einfachen Pilz- oder Algenzelle annehmen, wie aus den oben mitgetheilten Versuchen folgt.

Es mag noch kurz erwähnt sein, dass auch im Ackerbau die Erwerbung von Stickstoff aus der Luft durch die Pflanzen sich bestätigen lässt. Ich verweise nur auf die großen Erfolge, welche dadurch SCHULTZ-LUPITZ erzielt hat. Der leichte Sandboden dieses in der Altmark gelegenen Gutes gab bei Beginn der Culturen nur 4 Ctr. Roggen oder Hafer pro Morgen; später lieferte er nach Meliorirung mit Kalk, Kali und Phosphorsäure, jedoch ohne Stickstoffdüngung nach einer Vorfrucht von gelber Lupine 7—11 Ctr. Weizen, 7—10 Ctr. Roggen, 7—14 Ctr. Hafer pro Morgen. Auf einem Ackerstücke wurde ohne jede Stickstoffdüngung alljährlich die gelbe Lupine gebaut und geerntet. Als man bei der zwanzigsten Ernte angelangt war, bestimmte ich den darin gewonnenen Stickstoff. Die auf einem Raume von 1 qm stehenden Pflanzen wurden abgenommen und ergaben 518,9 g Trockensubstanz mit 15,147 g Stickstoff. Daraus berechnen sich 148 Kilo Stickstoff pro Hectar in dieser einen Ernte; die vorhergehenden Ernten dürfen als ungefähr ebenso groß angeschlagen werden. Es ließ sich nachweisen, dass der Stickstoffgehalt des Bodens auf diesen Lupinenwiesen in den letzten 5 Jahren keine bemerkbare Veränderung erfahren hatte; er war 0,07—0,08 Procent geblieben.

Literatur. VILLE, Compt. rend. Bd. 35. pag. 464; Bd. 38. pag. 703 u. 723; Bd. 41. pag. 757. — BOUSSINGAULT, Agronomie. Paris I. pag. 66, 318, 356. — LAWES, GILBERT und PUGH, On the sources of nitrogen etc. Philos. Transact. of the royal soc. of London 1861. — JODIN, Du rôle physiologique de l'azote. Compt. rend. Bd. 55. 1862. pag. 612. — BERTHELOT, Fixation directe de l'azote atmosphérique etc. Compt. rend. 1885. pag. 775; 1887. pag. 205 u. 625; 1888. pag. 569, 638 u. 1049; 1889. pag. 700. — SCHLÖSING, Compt. rend. Bd. 106. 1888. pag. 805, 898, 982, 1123; Bd. 107. 1889. pag. 290. Bd. 109. 1889. pag. 210. — JOULIE, Compt. rend. 1885. pag. 1010. — TROSCHKE, Wochenschr. d. pommerschen ökon. Ges. 1884. Nr. 19. — ATWATER, Landwirthsch. Jahrb. XIV. 1885. pag. 621. — HELLRIEGEL, Tageblatt der Naturforscher-Versammlung zu Berlin 1886. pag. 290. — Zeitschr. des Vereins f. d. Rübenzucker-Industrie. November 1888. — HELLRIEGEL und WILFAHRT, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 138. — GAUTIER und DROUIN, Recherches sur la fixation de l'azote etc. Compt. rend. Bd. 106. 1888. pag. 754 ff. — BRÉAL, Compt. rend. 1888. pag. 397. —

FRANK, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 24. Juli 1886. — Die Ernährung der Pflanzen mit Stickstoff. Berlin 1888. — Die Pilzsymbiose der Leguminosen. Berlin 1890. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. 1. u. 5. Heft — Außerdem die unter Symbiose oben S. 274 citirte Literatur über die Wurzelknöllchen der Leguminosen.

7. Kapitel.

Die Erwerbung des Wasserstoffes und des Sauerstoffes.

§ 82. Der Wasserstoff und der Sauerstoff, welche neben Kohlenstoff und Stickstoff an der Zusammensetzung der organischen Pflanzenstoffe betheiligt sind, müssen ihre Herkunft natürlich auch von außen herleiten. Diese Herkunft ist nun theilweise schon beantwortet durch die Erledigung der Frage nach der Quelle von Kohlenstoff und Stickstoff. Wenn wir organische Verbindungen der verschiedensten Art bei den Saprophyten und Parasiten als kohlenstoff- und stickstoffliefernde Nahrungsmittel kennen gelernt haben, so führen dieselben der Pflanze zugleich Wasserstoff und Sauerstoff zu, wie aus ihrer elementaren Zusammensetzung sich ergiebt. Auch wo Ammoniaksalze und Nitrate als Nahrung verwendet werden, ist damit zugleich eine Zufuhr von Wasserstoff, beziehentlich Sauerstoff verbunden.

Außerdem muss aber das Wasser als ein wichtiges Nahrungsmittel der Pflanzen angesehen werden, welches ihnen die beiden in Rede stehenden Elemente verschafft. Denn überall, wo die Pflanze Kohlensäure in ihren chlorophyllhaltigen Zellen assimilirt, ist das Wasser dabei ein unentbehrlicher Nährstoff. Es ist ja schon oben davon die Rede gewesen, dass, wenn hierbei aus dem Kohlenstoff der Kohlensäure Stärkemehl entstehen soll, nothwendig Wasser in die Verbindung mit dem Kohlenstoff eintreten muss. Die ebendaselbst angeführten Vegetationsversuche in einem völlig anorganischen Erdboden, wo die Pflanze Kohlenstoff nur in Form von Kohlensäure und Wasserstoff nur in Form von Wasser geboten bekommt, sind zugleich auch dafür beweisend, dass die Pflanze den nöthigen Wasserstoff durch das Wasser erhält.

Eine Aufnahme von Sauerstoff findet auch bei dem allgemeinen Athmungsprozess aller lebenden Pflanzen statt (S. 192). Hier handelt es sich freilich im Allgemeinen nicht um eine Ernährung, indem ja dieser Sauerstoff im Gegentheil zur Verbrennung organischer Pflanzenstoffe dient, und mit deren Verbrennungsproducten die Pflanze wieder verlässt. Allein es ist daran zu erinnern, dass wir bei der Athmung auch Fälle kennen gelernt haben, wo nicht der gesammte durch Athmung aufgenommene Sauerstoff wieder in den Athmungsproducten erscheint, sondern ein Theil davon für die Stoffbildung in der Pflanze zurückgehalten wird, namentlich bei der Keimung ölhaltiger Samen, wo fettes Oel in die sauerstoffreicheren Kohlenhydrate umgesetzt werden muss (S. 497).

8. Kapitel.

Die Erwerbung der Aschenbestandtheile.

§ 83. Dass jede Pflanze beim Verbrennen eine Asche hinterlässt, welche aus einer Reihe anorganischer Salze besteht, ist S. 491 erörtert worden. Es wurde schon erwähnt, dass auch in dieser Asche eine Anzahl Elemente vorhanden sind, welche für die Existenz der Pflanze unentbehrlich sind, welche also auch mit zu den Nährstoffen derselben gehören. Was die Pflanze an Aschenbestandtheilen enthält, muss sie im Laufe ihres Lebens erworben, d. h. von außen aufgenommen haben. In der Pflanze kann kein Element von selbst entstehen. Dieser Satz, dessen Erwähnung gegenwärtig für jeden, der mit den Grundsätzen der Chemie bekannt ist, überflüssig erscheint, galt früher doch nicht so ganz sicherstehend. Denn Wiegmann und Polstorf*) haben durch besondere Versuche, wobei sie die Pflanzen in Platinschnitzeln oder in reinem Sand cultivirten, nachgewiesen, dass auf diese Weise aus Samen erzogene Keimpflanzen nicht mehr und nicht weniger Aschenbestandtheile enthalten, als schon im Samen vorhanden waren, und dass die Pflanze durch ihre Lebensthätigkeit kein Element neubildet. Es müssen also alle Elemente, welche die Pflanze zu ihrer Entwickelung braucht, schon im Erdboden vorhanden sein oder durch entsprechende Düngemittel zugeführt werden. Dieses ist einer der wichtigsten Sätze, auf denen der Ackerbau beruht. Von nicht minder großer Bedeutung ist aber die Frage, in welchen chemischen Formen die betreffenden Elemente der Aschenbestandtheile von der Pflanze als Nahrung beansprucht werden, beziehentlich am vortheilhaftesten auf die Pflanzenernährung wirken, sowie endlich, aus welchem Grunde die betreffenden Aschenbestandtheile für die Pflanze unentbehrlich sind, also welche Rolle die einzelnen Elemente derselben im Leben der Pflanze spielen.

Wir werden die vorstehenden Fragen im Folgenden für die einzelnen Elemente der Aschenbestandtheile, insofern sie als unentbehrlich oder doch irgendwie für das Pflanzenleben bedeutungsvoll erkannt worden sind, näher zu beantworten suchen. Es sind dies Schwefel, Phosphor, Chlor, Silicium, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen. Freilich sind wir gerade in diesen Fragen von einer einigermaßen befriedigenden Erkenntniss noch sehr weit entfernt. Besonders gilt dies bezüglich der Bedeutung dieser Elemente für das Pflanzenleben, wovon wir bei den meisten nicht viel mehr wissen, als die empirische Thatsache, dass es ohne dieselben nicht gelingen will, die Pflanzen zur Entwickelung zu bringen. Auch hinsichtlich der Frage, warum diese Elemente nur in bestimmten Verbindungen für die Pflanze brauchbar sind und warum auch diese

*) Ueber die anorganischen Bestandtheile der Pflanzen. Braunschweig 1842.

Verbindungen selbst wieder unter sich einen ungleichen Nährwerth haben, fehlt es uns meist noch gänzlich an der Erkenntniss des inneren Grundes, und wir verfügen auch hier eigentlich nur über empirische Erfahrungen, die durch Ausprobiren bei Versuchen im Kleinen und im Ackerbau gewonnen worden sind. Es ist wohl denkbar, dass hierbei eine verwickelte Kette von Factoren im Spiele ist, und wir können nur etwa das im Allgemeinen sagen, dass diejenigen Salze, in denen im natürlichen Erdboden die betreffenden Elemente gewöhnlich aufzutreten pflegen, auch diejenige chemische Form darstellen, in welcher sie der Pflanze am meisten zusagen.

1. Schwefel. Da der Schwefel zur Constitution der Proteïnstoffe gehört, so ist begreiflich, dass er für alle Pflanzen, ja für das Protoplasma jeder einzelnen Zelle unentbehrlich ist. Da aber die Eiweißstoffe nur wenig Schwefel enthalten, so ist auch der Gehalt der Pflanzen an diesem Element kein großer, aber er steht in einem annähernden Verhaltniss zu dem Proteingehalt der Pflanzentheile. So finden wir Schwefel, berechnet als Schwefelsäure in Procenten der Trockensubstanz, z. B. in Lupinenkörnern 0,36, in Roggenkörnern 0,02, in Kartoffelblättern 0,43, in Kartoffelknollen 0,24, im Holze der Bäume 0,025. Wenige Pflanzen bedürfen des Schwefels auch noch zu anderen Stoffbildungen, wie die Allium-Arten zur Erzeugung des schwefelhaltigen Knoblauchöles, verschiedene Cruciferen zu derjenigen des ebenfalls schwefelhaltigen Senföles. Gewisse Bakterien (Beggiatoa-Arten) oxydiren bei Gegenwart von Schwefelwasserstoff denselben und scheiden Körnchen von Schwefel in ihrem Körper ab (S. 62).

Die für die Ernährung geeignetste Form des Schwefels ist diejenige von schwefelsauren Salzen. Es haben also Kainit, schwefelsaures Ammoniak und Gips, auch wegen ihres Schwefelsäuregehaltes als künstliche Dungemittel Bedeutung. Auch die Salze der schwefligen und unterschwefligen Säure sind nach Nägeli für Pilze ein taugliches Nahrungsmittel, scheinen aber für höhere Pflanzen ungeeignet zu sein.

Ueber die Assimilation der Schwefelsäure behufs Bildung der Eiweißstoffe ist nichts bekannt. Man findet zum Theil schwefelsaure Salze noch unverändert in der Pflanze. Nach Tamman enthalten im Dunkeln gekeimte Erbsen eine 2—3fach größere Menge von Schwefel in Form von Schwefelsäure als ungekeimte Erbsen, woraus zu schließen wäre, dass die Schwefelsäure eine Vorstufe bei der Bildung der Eiweißstoffe ist, und dass sie, wenn letztere aufgelöst werden, sich wieder zu bilden scheint, um später bei Regeneration derselben in den neugebildeten Pflanzentheilen wieder verbraucht zu werden.

Literatur. Birner und Lucanus, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1866. pag. 152. — Nägeli, Ernährung der niederen Pilze. Sitzungsber. d. bair. Akad. 5. Juli. 1879. — Tamman, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1885. pag. 416.

2. Phosphor. Dieses in allen Pflanzen in Form von Phosphorsäure nachweisbare Element steht in einer innigen Beziehung zu den Proteïnstoffen; gewisse derselben, namentlich die Nucleïne, die in jedem Protoplasma und vorzugsweise in den Zellkernen vorkommen (S. 26), scheinen Phosphorsäureverbindungen zu sein. Da in manchen Zellen bei Behandlung mit Alkohol oder beim Gefrieren sich reichlich Sphärokrystalle von phosphorsaurem Kalk abscheiden (S. 66), so vermuthet Hansen, dass das lebende Protoplasma eine Verbindung von Eiweißstoffen mit Calciumphosphat sei, und dass mit Aufhebung des Lebensprocesses das letztere aus jener Verbindung gerissen und ausgefällt werde. Auch im lebenden Zustande in den ruhenden Samen würde diese Trennung herbeigeführt, wie die Globoide in den Aleuronkörnern der Samen beweisen, welche aus einem Magnesium- und Calciumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling bestehen (S. 46).

Jedenfalls besteht auch zwischen dem Stickstoff- und dem Phosphorsäuregehalt der Pflanzentheile ein gewisser Parallelismus. Es enthalten z. B. Lupinenkörner 1,63, Lupinenstroh 0,30, Roggenkörner 0,99, Roggenstroh 0,29, Kartoffelknollen 0,63, das Holz der Bäume 0.05 Procent der Trockensubstanz an Phosphorsäure. Man kann den Bedarf der Pflanze an Phosphorsäure zu demjenigen an Stickstoff ungefähr wie 1 : 2 annehmen. Es ist indessen nachgewiesen, dass das Verhältniss zwischen Stickstoff und Phosphorsäure in der Pflanze immerhin erheblichen Schwankungen unterliegt.

Die einzige zur Ernährung geeignete Phosphorverbindung sind die phosphorsauren Salze. Wegen des ziemlich hohen Bedarfes der Pflanzen an Phosphorsäure und wegen des daher leicht eintretenden Mangels dieser Verbindung im Erdboden ist die Düngung mit Phosphorsäure eine der wichtigsten Fragen des Ackerbaues. Es werden hierzu benutzt die natürlichen Phosphorite, Knochen, Guano und die künstlichen Düngemittel, wie Superphosphat und neuerdings die als Nebenproduct bei der Entphosphorung des Eisens gewonnene Thomasschlacke. Die letztere verdankt ihre günstigen Erfolge wahrscheinlich dem höchsten Grade staubfeiner Zertheilung, in dem sie sich den Wurzelhaaren darbietet, die ja feste Theilchen, mit denen sie verwachsen, aufzulösen vermögen. Denn diese Düngemittel bestehen größtentheils aus dreibasisch phosphorsaurem Kalk ($Ca_3 P_2 O_8$), welcher in Wasser wenig löslich ist; nur das Superphosphat, d. i. einbasisch phosphorsaurer Kalk ($Ca H_4 P_2 O_8$) ist leicht löslich und wurde daher, obgleich es im Boden leicht wieder in die dreibasische Verbindung zurückgeht (sogenannte zurückgegangene Phosphorsäure) eine Zeit lang für wirksamer gehalten. Es ist jedoch von Maerker, v. Wolff, König u. A. nachgewiesen worden, dass beide Formen der Phosphorsäure keinen wesentlichen Unterschied in ihrer Nährwirkung auf die Pflanzen erkennen lassen.

Nach den von Berthelot und André mit Amaranthus caudatus angestellten Versuchen nimmt die Pflanze die Phosphorsäure nur bis zur Blüthezeit in steigender Menge auf; alsdann hört die Phosphoraufnahme auf, obgleich die Zunahme der Pflanze an absolutem Gewicht und auch an Kali und an anderen Stoffen fortdauert, so dass der relative Gehalt an Phosphor in dieser Zeit stetig abnimmt, womit im Ganzen auch die Schwankungen des Stickstoffgehaltes parallel gehen.

Literatur. Maerker, Centralbl. f. Agriculturchemie. 1881. pag. 378. — v. Wolff, König etc., Daselbst pag. 435 und Fühling's landwirthsch. Zeitung. 1881. 4. Heft. — Werner und Stutzer, Landwirthsch. Jahrb. Bd. 11. 1882. pag. 829. — Berthelot und André, Compt. rend. 1888. pag. 711. — Hansen, Flora 1889. pag. 408.

3. Chlor. In allen Pflanzen finden sich Chloride, freilich meistens nur in Bruchtheilen von Procenten der Trockensubstanz. Nur die eigentlichen Salzpflanzen, die gerade auf kochsalzhaltigem Boden vorkommen, sind sehr reich an Chlornatrium, und diese vertragen sogar den stärksten Kochsalzgehalt des Bodens, während auf alle übrigen Pflanzen ein nur einigermaßen größerer Gehalt des Bodens an Kochsalz giftig wirkt; so ist z. B. schon 0,1 Procent Chlornatrium im Boden für Fichten nachtheilig und eine $1/2$ procentige Auflösung davon in Wasser stört die Keimung, wie an Raps, Klee und Hanf beobachtet wurde. Nichts desto weniger sind geringe Mengen von Chloriden wahrscheinlich allgemein für die gesunde Entwickelung der Pflanzen unentbehrlich. Zwar hatten Knop und Dworzak jede Bedeutung des Chlors für die Ernährung der Pflanze geleugnet, weil sie Buchweizenpflanzen in chlorfreien Nährstofflösungen bis zur Entwickelung einer Anzahl keimfähiger Samen zu bringen vermochten. Es gelingt aber auch bei Vorenthaltung selbst der wichtigsten Nährstoffe mitunter Pflanzen kümmerlich bis zur Erzeugung einiger neuer Samen vorwärts zu bringen, indem die geringe Menge der betreffenden Elemente, die ja schon im ausgesäten Samen sich findet, eine bescheidene Entwickelung gestattet. Es haben aber Nobbe und Beyer nachgewiesen, dass Buchweizen, Gerste und Hafer in chlorfreien Lösungen schlechter sich entwickeln als in ebenso zusammengesetzten, aber mit einer Chlorverbindung versehenen Lösungen, das Gleiche ist auch durch

eine bei mir von ASCHOFF angestellte Untersuchung mit Zea mais und Phaseolus gefunden worden.

Die Bedeutung des Chlors für die Pflanze könnte vielleicht darauf beruhen, dass die Chlorverbindung die vortheilhafteste Form ist, in welcher das Kalium der Pflanze geboten werden kann. Denn BRASCH und RABE erhielten in Nährstofflösungen, die sonst gleich zusammengesetzt waren, aber das Kalium in verschiedenen Salzen enthielten, von Buchweizenpflanzen mit Chlorkalium 387, mit saurem phosphorsaurem Kali 184, mit schwefelsaurem 147, mit salpetersaurem 150 Körner. Hiermit steht im Einklange, dass Chlorkalium auch mit Erfolg als Kalidüngemittel angewendet wird. Bei den Salzpflanzen (Salicornia) ändert nach BATALIN der Chlormangel nur den Habitus: die Pflanzen sind dünner, nicht saftig-fleischig, und ganz undurchsichtig und dunkelgrün, weil die Parenchymzellen der Stengel 2 bis 4 mal enger sind, als bei den mit Kochsalz erzogenen Pflanzen, bei denen durch weitere saftreichere Zellen die charakteristische blassgrün-durchsichtige, dickfleischig-saftige Beschaffenheit bedingt wird.

Literatur. NOBBE, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1865. VII. pag. 371 und 1870. XIII. pag. 394. — BEYER, Daselbst. 1869. XI. pag. 262. — KNOP und DWORZAK, Berichte d. Verhandl. d. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1875. I. — KNOP, Kreislauf des Stoffes. Leipzig 1868. pag. 165 u. 228. — NESSLER, Centralbl. f. Agriculturchemie. 1877. II. pag. 125. — STORP, Einfluss von Kochsalz etc. Landwirthsch. Jahrb. 1883. pag. 811. — BRASCH und RABE, in JUST botan. Jahresber. 1876. pag. 889. — BATALIN, Wirkung des Chlornatriums etc. Bull. du congrès internat. de bot. et d'horticult. Petersburg 1886. pag. 219. — ASCHOFF, Bedeutung des Chlors in der Pflanze. Landwirthsch. Jahrb. 1889.

4. Silicium. Alle Pflanzen nehmen Kieselsäure aus dem Erdboden auf, die ja dort auch überall vorhanden ist. Wir kennen auch die Rolle, welche dieser Stoff in der Pflanze spielt: er wird mit als Baustoff der Zellmembran, als theilweiser Ersatz für Cellulose verwendet, besonders ist er der Außenwand der Epidermiszellen mancher Pflanzen in großer Menge eingelagert (S. 90), in welchem Falle er die schneidende Schärfe und Rauhigkeit der betreffenden Theile bedingt. Solche sogenannte Kieselpflanzen sind besonders die Gramineen: auf Trockensubstanz berechnet enthalten Roggenstroh 2,7, Weizenspelzen 12,17, Gerstengrannen 10,07 Procent Kieselsäure, und in der Asche des Strohes kommen 50 bis 70, in derjenigen der Spelzen und Grannen über 80 Procent auf diese Verbindung. Die Equisetaceen enthalten sogar je nach Arten 66 bis 97 Procent Kieselerde in der Asche; darum sind die Schachtelhalme so rauh, dass man sie zum Poliren u. dergl. benutzt. In anderen Organen tritt dagegen, selbst bei den Kieselpflanzen, das Silicium sehr zurück. So enthalten an Kieselerde Roggen- und Weizenkörner nur etwa 0,03, Lupinensamen 0,01 Procent der Trockensubstanz. Unter den Algen sind die Diatomaceen durch ihre stark verkieselten Schalen bemerkenswerth. Alle verkieselten Zellmembranen lassen beim Verbrennen ein Kieselskelet zurück. In einigen Pflanzen finden sich Kieselkörper auch als Inhalt in den Zellen (S. 61). Die Bedeutung der Kieselsäure scheint sich daher darauf zu beschränken, dass den vegetativen Theilen durch die Härte, die dadurch ihre Oberfläche bekommt, ein Schutz gegen Thierfraß und andere äußere mechanische Gefahren verliehen wird. Eine größere Festigkeit der Pflanze wird jedenfalls dadurch nicht erzielt, denn diese ist vielmehr durch die im Inneren liegenden mechanischen Gewebe (S. 348) bedingt; und die früher herrschende Meinung, dass das Lagern des Getreides vom Kieselsäuregehalte abhängig sei, ist durch SACHS und Andere widerlegt und auf Lichtwirkung zurückgeführt worden (S. 350). So scheint denn das Silicium nicht zu den eigentlich nothwendigen Nährstoffen zu gehören. Auch ist die Möglichkeit, Pflanzen in kieselsäurefreier Nährlösung zu erziehen, dargethan worden; zuerst von SACHS mit Mais, wobei in der Asche der geernteten Pflanze die Kieselsäure nur noch 0,7 Procent betrug, während die Maisasche sonst über 20 Procent davon enthält, später von KNOP, von RAUTENBERG und KÜHN, sowie von BIRNER und LUCANUS mit anderen Getreidearten. KREUZHAGE und WOLFF

wollen allerdings an der Haferpflanze mit steigendem Gehalte der Nährlösungen an Kieselsäure größere Zahl und größeres Gesammtgewicht der Körner bekommen haben; dagegen trat in dem Gesammt-Trockengewicht der Pflanze und in der Menge der aufgenommenen Aschebestandtheile nach Abzug der Kieselsäure kein Unterschied hervor. Die Equisetaceen und Diatomaceen sind bislang nicht geprüft worden. Ob das Silicium als Kieselsäure oder als Silicat oder in Form einer organischen Siliciumverbindung in der Zellhaut eingelagert wird, ist noch unbekannt. Wenn KOHL die Kieselsäure in der Pflanze als Transpirationsrückstand und nur bei den Diatomaceen als das Product eines dialytischen Processes erklärt, so ist damit nichts gewonnen; er übersieht, dass auch in vielen an der Transpiration gehinderten Organen höherer Pflanzen Kieselsäure abgeschieden wird. Aufgenommen wird das Silicium in die Pflanze offenbar in Form löslichen Kieselsäurehydrates oder löslicher Silicate, und LANGE hat es im ausgepressten Safte von Equisetum auch noch in dieser Form nachweisen können.

Literatur. SACHS, Flora 1862. pag. 52. — KNOP, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1862. III. pag. 176. — RAUTENBERG und KÜHN, Daselbst 1864. VI. pag. 359. — BIRNER und LUCANUS, Daselbst 1866. VIII. pag. 141. — W. LANGE, Ber. d. chem. Ges. 1878. XI. pag. 823. — KREUZHAGE und WOLFF, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1884. XXX. pag. 161. — KOHL, Anatomisch-physiol. Untersuchungen der Kalksalze und der Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

5. Kalium. Dieses Element gehört zu den wichtigsten Nährstoffen der Pflanzen, nur weiß man noch nicht warum. Es findet sich in der Pflanze in Form von Kalisalzen mit unorganischen, besonders aber mit organischen Säuren. Daraus, dass Pflanzen, die viel Kohlenhydrate (Stärkemehl oder Zucker) bilden, ziemlich reich an Kali sind und für Kalidüngung sich dankbar erweisen, wie Rüben und Kartoffeln, ist für unsere Frage nichts zu entnehmen. Es enthalten z. B. in Procenten der Trockensubstanz an Kali Kartoffelknollen 2,27, Kartoffelkraut 2,53, Wurzeln der Futterrunkeln 3,95, Blätter derselben 4,70. Aber auch bei andern Pflanzen sind die krautigen Theile, besonders die jungen wachsenden Organe, desgleichen die Samen nicht arm an Kali; die entsprechenden Zahlen sind z. B. für Süßgräser 2,08, für jungen Rothklee 3,59, für Tabakblätter 4,99, für Zuckerrübensamen 1,30, für Lupinensamen 1,31, für Haferkörner 0,55. Im Holze der Bäume dagegen, also in einem Organe, welches weniger bildungsthätig und im Stickstoffgehalte sehr gering ist, sinkt auch der Kaligehalt auf 0,15 und sogar bis auf 0,05 Procent. Aus Versuchen mit Buchweizen in kalifreien Nährlösungen, wobei Stärke in den Chlorophyllkörnern der Blätter sich übermäßig anhäufte, glaubte NOBBE den Schluss ziehen zu dürfen, dass das Kali zur Auswanderung der Stärke aus den Chlorophyllkörnern erforderlich und also überhaupt bei der Translocation der Kohlenhydrate in der Pflanze betheiligt sei. Man wird jedoch jene Erscheinung nur als eine secundäre Folge abnormer Culturbedingungen, die auch unter anderen Umständen eintritt, anzusehen haben. Die Vermuthung, welche DE VRIES ausgesprochen hat, wonach die wichtigste Function des Kalis die Erhöhung der Turgorkraft (S. 201) sei, weil seine Salze in den wachsenden Organen ihren Hauptsitz haben, würde die Unersetzlichkeit des Kalis nicht erklären, indem wir wissen, dass zur Erzeugung der Turgorkraft verschiedene Verbindungen tauglich sind. Zieht man Bohnen oder Erbsen in kalifreier Nährstofflösung, so reagirt die Pflanze darauf in zweifacher Weise. Bisweilen wächst sie zunächst unter Benutzung des in den Cotyledonen des Samens vorhanden gewesenen Kaliums und bekommt eine Anzahl normal entwickelter Blätter; dann stockt das Wachsthum oder setzt sich wohl auch weiter fort, wobei aber in gleichem Maße die schon gebildeten älteren Blätter wieder absterben. Es wird dadurch das wenige Kalium dieser Organe wieder disponibel und den wachsenden oberen Theilen zur Ernährung zugeführt. Oder die Pflanze entwickelt sich in Zwergform und schränkt dadurch selbst ihr Kalibedürfniss von vornherein ein. In einer von LÜPKE bei mir ausgeführten Untersuchung wurde das Kalium noch dadurch auf die erreichbar minimalsten Spuren reducirt, dass bei Beginn der Keimung den in die kalifreien Nährlösungen gebrachten

Pflanzen die Cotyledonen weggeschnitten wurden. Die Pflanzen entwickelten sich dann in Zwergformen, aber relativ weiter, als wenn die Cotyledonen an ihnen gelassen wurden, weil die viel kleineren Organe einen geringeren Stoffbedarf haben. In solchen fast kalifreien Pflanzen war das Chlorophyll normal gebildet und es konnte auch Kohlensäurezersetzung, Bildung von Assimilationsstärke, Wanderung von Zucker. Aufspeicherung und Verbrauch von Stärke in der Stärkescheide, Gerbstoffbildung nachgewiesen werden. Man muss daraus schließen, dass das Kali zu keiner besonderen einzelnen Lebensthätigkeit bestimmt ist, sondern dass es ebenso wie Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel und Phosphor zur Existenz einer jeden Zelle nothwendig sein dürfte und darum eben allen jungen wachsenden Pflanzentheilen in einem gewissen Minimum unentbehrlich ist.

Immerhin bemerkenswerth ist es, dass nach Nägeli bei den Pilzen das Kalium durch Rubidium und durch Cäsium, nicht aber durch Lithium oder Natrium vertreten werden kann, während wir es für Phanerogamen, wie Birner und Lucanus, Nobbe und Löw gezeigt haben, durch kein anderes Element ersetzen können. So ist das Natrium, wiewohl es das verbreitetste unter den leichten Metallen und chemisch dem Kalium so nahe verwandt ist, doch für die Pflanzen ganz bedeutungslos, selbst für die Salzpflanzen, in denen es reichlich vorkommt, entbehrlich, wie Versuche gezeigt haben. Trotz dieser Bedeutungslosigkeit ist das Natrium in allen im Freien wachsenden Pflanzen zu finden, ja es wird sogar aus künstlichen Nährstofflösungen, wenn man diese entsprechend zusammensetzt, in größerer Menge als Kalium aufgenommen, wie aus Wolff's Versuchen hervorgeht.

Das Kalium wird von der Pflanze in Form von Kalisalzen beansprucht. Da die meisten Erdböden keinen besonders hohen Kaligehalt besitzen, so tritt beim Pflanzenbau leicht Kalimangel und in Folge dessen Rückgang der Erträge ein, weshalb hier die Kalidüngung eine große Bedeutung hat. Als tauglich sind zu betrachten das schwefelsaure Kali (im Kainit, welcher schwefelsaure Kali-Magnesia darstellt), phosphorsaures Kali und Chlorkalium. Bezüglich des letzteren ist das unter Chlor Gesagte zu vergleichen.

Literatur. Birner und Lucanus, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1866. VIII. pag. 146. — O. Wolff, Daselbst. 1868. X. pag. 370. — Nobbe, Daselbst. 1870. XIII. pag. 321, 384. — Löw, Daselbst. 1878. XXI. pag. 389. — Nägeli, Ernährung der niedern Pilze. Sitzungsber. d. bair. Akad. 5. Juli 1879. — Lüpke, Bedeutung des Kaliums in der Pflanze. Landwirthsch. Jahrb. 1888. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 258.

6. Calcium. Unentbehrlich, wenigstens für die höheren Pflanzen ist auch das Calcium. Ueber seine Bedeutung sind unsere Kenntnisse auch noch nicht zum Abschlusse gelangt. Dass dieselbe aber eine andere als die des Kaliums sein muss, geht schon aus der eigenthümlichen Vertheilung des Calciums in der Pflanze hervor. Es ist kein so bewegliches, nach den Orten neuer Bildungsthätigkeit hin wanderndes Element, sondern wird in den chlorophyllführenden, assimilirenden Organen, besonders in den Blättern, allmählich angesammelt und fixirt und bleibt hier unbeweglich liegen bis zum Absterben derselben, während seine Menge in den unterirdischen Theilen sowie in den Samen mehr zurücktritt. So enthalten an Kalk in Procenten der Trockensubstanz Kartoffelblätter 2,90 gegen Kartoffelknollen 0,10, Roggenstroh 0,36 gegen Roggenkörner 0,06, Erbsenstroh 1,88 gegen Erbsensamen 0,13, Tabakblätter 6,18, Hopfenblätter sogar 7,38. Es stimmt damit auch die Thatsache überein, dass bei den Blättern, auch bei den immergrünen, mit zunehmendem Alter der Mineralgehalt allmählich größer wird. Dagegen findet sich im Holze der Bäume nur 0,02 bis 0,1 Procent Kalk. Dies wird nun auch durch den mikroskopischen Befund bestätigt, indem wir in den grünen Pflanzentheilen den Kalk sehr allgemein in Form von Krystallen von Calciumoxalat finden, welche in besonderen im Assimilationsgewebe zerstreut liegenden Zellen, sowohl im Mesophyll der Blätter, wie in der Rinde und im Marke der Blattstiele und Stengel liegen (S. 58), wo diese Krystalle in der Regel sich allmählich vermehren und unaufgelöst bis zum Tode der betreffenden Organe verbleiben. Es kann nun die schon mehrfach

ausgesprochene Ansicht, besonders auf Grund der Untersuchungen SCHIMPER's, als feststehend gelten, dass die für die Ernährung wichtige Salpetersäure, Phosphorsäure und Schwefelsäure großentheils in Form von Kalksalzen in die Pflanze eingeführt werden, und dass, wenn sie behufs Bildung der Eiweißstoffe verarbeitet werden, der von ihnen abgespaltene und nun werthlose Kalk durch die zu diesem Zwecke erzeugte Oxalsäure neutralisirt und aus dem Stoffwechsel ausgeschieden wird. Insoweit würde die Bedeutung des Calciums nur darin bestehen, dass es zur Ueberführung jener unentbehrlichen Säuren in die Pflanze dient.

Allein der Kalk muss auch noch eine directe Bedeutung für die Pflanze haben. Denn wenn die genannten Säuren in Form anderer aufnehmbarer Salze der Pflanze gegeben werden, so geht die letztere doch auch ohne Kalk sehr rasch zu Grunde, indem dann schon an den Keimpflanzen, z. B. von Mais und Bohnen, ein Schlaffwerden und Absterben der Wurzeln eintritt, welches schnell den Tod des Pflänzchens herbeiführt. Nun weiß man, dass der Kalk auch in den Zellmembranen enthalten ist. Wir haben hier weniger zu denken an die massenhaften Ablagerungen von Calciumkarbonat in den Cystolithen und in den zur Härtung der Oberfläche bestimmten Kalkincrustationen mancher Pflanzen (S. 89) oder an die der Zellmembran eingelagerten Calciumoxalatkrystalle (S. 89), die ja nur ein beschränktes Vorkommen besitzen, sondern an die Aschenskelete, die alle Zellhäute beim Verbrennen zurücklassen, und in denen immer Calcium vertreten ist. Es könnte sich hier vielleicht um eine Verbindung von Calcium mit Cellulose oder einem anderen Kohlenhydrate handeln, welche am Aufbau der Zellhaut mit betheiligt wäre. Bei den Beobachtungen an Feuerbohnen, aus welchen BÖHM den Schluss zog, dass der Kalk für den Transport des Stärkemehls in der Pflanze nöthig sei, hat es sich wahrscheinlich nicht mehr um die primäre Wirkung, sondern bereits um eine weitere pathologische Folge gehandelt. Immerhin könnte eine der Rollen des Kalkes darin bestehen, dass er zur Bildung von Kalkkohlenhydraten, welche die Wanderung der Kohlenhydrate vermitteln, dient, wie es KOHL annimmt. Letzterer sieht daher in der Ausscheidung von Calciumoxalat bei Ausbildung größerer Cellulosemassen, wie Bastfasern etc., und bei Anhäufung von Reservestoffen ein Nebenproduct bei der Ausbildung der Zellen, welches beim Verbrauch der Reservestoffe wieder als Transporteur der Kohlenhydrate in Wirksamkeit treten könne.

Manche Pflanzen haben auf den Blättern Kalkdrüsen, wie manche Saxifraga-Arten und die Plumbagineen, wo aus gewissen epidermoidalen Zellen kohlensaurer Kalk ausschwitzt. Abgesehen davon, dass dieser Kalk die Transpiration zu vermindern scheint, dürfte er ebenso wie die Cystolithen (S. 89) und die Calciumoxalatkrystalle als ausgeschiedener unbrauchbar gewordener Kalk zu betrachten sein, der seine Aufgabe, die wichtigen anorganischen Säuren in die Pflanze einzuführen, erfüllt hat.

Die Cystolithen (S. 89), welche kohlensauren Kalk enthalten, sieht KOHL als Speicherorgane für Kalk an, der aus den alten Blättern wieder abgeleitet werde; ihre Bildung sei bald vom Lichte unabhängig, bald von demselben bedingt (so bei Moraceen und Urticaceen). Ich halte jedoch damit die Frage über die physiologische Bedeutung derselben nicht für erledigt.

Derjenige Kalk, der in den Samen in Form von Calciumoxalatkrystallen und von Globoiden (S. 46) auftritt, stellt wohl nur die Form dar, in welcher dieser Stoff im Samen für die Keimpflanze reservirt wird. Und wenn sich in den Zellen der vegetativen Organe vieler Pflanzen mittelst Alkohol Sphärokrystalle von phosphorsaurem Kalk abscheiden lassen (S. 66), so zeigt uns dies, wie in der That Phosphorsäure durch Kalk in die Pflanze eingeführt worden ist. Immerhin könnte der Kalk in Verbindung mit der Phosphorsäure auch bei der Constituirung der Eiweißstoffe oder des Protoplasmas eine Rolle spielen, worüber das beim Phosphor Gesagte zu vergleichen ist.

Für Phanerogamen ist das Calcium durch kein anderes Element ersetzbar, während nach NÄGELI bei den Pilzen Calcium, Magnesium, Baryum und Strontium sich gegenseitig vertreten können.

Literatur. SALM HORSTMAR, Versuche über die Ernährung der Pflanze. Braunschweig 1856. — STOHMANN, Annal. d. Chemie u. Pharm. 1862. pag. 319. — KNOP, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1866. VIII. pag 143. — BOHM. Nährwerth der Kalksalze. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1875. — MELNIKOFF, Vorkommen des kohlens. Kalkes. Bonn 1877. — NÄGELI, Sitzungsber. d. bair. Akad. 5. Juli 1879. — A. VON LIEBENBERG, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 84. October 1881. — VOLKENS, Kalkdrüsen der Plumbagineen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 334. — SCHIMPER, Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Botan. Zeitg. 1888. Nr. 5. — BRIOSI. Istituto botan. della Universit. di Pavia 1888. — KOHL, Anatomisch-physiol. Untersuchungen der Kalksalze und der Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

7. Magnesium. Wenn wir auch wissen, dass ohne ein Talkerdesalz die Pflanzen nicht zu normaler Entwickelung zu bringen sind, so ist uns doch der Grund hiervon noch fast unbekannt. Wir wissen nur, dass solche Salze in allen Pflanzen und Pflanzentheilen vorkommen, und dass sie sich in ihrer Vertheilung in der Pflanze eher dem Kalium als dem Calcium anschließen, indem sie umgekehrt eher die Samen als die vegetativen Organe bevorzugen. So ist z. B. der Magnesiagehalt in Procenten der Trockensubstanz in Leinsamen 0,52 gegenüber Leinstengeln 0,23; in Roggenkörnern 0,24 gegenüber Roggenstroh 0,13. Man vermuthet daher, dass das Magnesium in ähnlicher Weise wie Phosphorsäure in einer gewissen Beziehung zu den Eiweißstoffen stehen dürfte. Das Auftreten in den Globoiden (S. 46) ist wohl nur die Form, in welcher Magnesium als Reservenährstoff für die Keimpflanze aufgespeichert ist. Bemerkenswerth bleibt es, dass für die Pilze das Magnesium durch Calcium, Baryum und Strontium vertretbar ist.

8. Eisen. Dieses ist das einzige unter den schweren Metallen, welches für die Ernährung der Pflanzen von Bedeutung ist. Wir kennen auch die ganz bestimmte Rolle, welche dieses Element in der Pflanze spielt; es ist nämlich für die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes unentbehrlich. Wie GRIS entdeckte und dann von SALM HORSTMAR, SACHS, STOHMANN u. A. bestätigt wurde, entwickeln Pflanzen, z. B. Mais, wenn sie in eisenfreien Nährstofflösungen aus Samen erzogen werden, nur das erste oder zweite Blatt in grüner Farbe, weil das wenige im Samen enthaltene Eisen zur Bildung einer gewissen Menge von Chlorophyll ausreicht. Dann kommen aber alle folgenden Blätter bleich zum Vorschein. Die Pflanze zeigt die als Chlorose oder Bleichsucht bekannte Krankheit. Ich fand das Gleiche auch, wenn andere Pflanzen, wie Sonnenblumen, Lein, Cruciferen zu dem Versuche genommen wurden; relativ spät erst erscheinen bei Bohnen und Erbsen chlorotische Blätter, weil die großen Samen dieser Pflanzen auch einen größeren Eisenvorrath enthalten. Die genannten Forscher haben auch bewiesen, dass man die Chlorose solcher Pflanzen heilen kann, wenn man ihrer Nährstofflösung nur eine Spur irgend eines Eisensalzes zusetzt, worauf schon nach 24 Stunden die beginnende Chlorophyllbildung an dem Grünwerden der chlorotischen Blätter zu bemerken ist. Auch bloßes Bestreichen solcher Blätter mit einer verdünnten Eisensalzlösung bringt diesen Erfolg hervor; und SACHS sah an Kugelakazien mit völlig chlorotischer Blattkrone, nachdem er ein Bohrloch im Stamm angebracht und in dieses eine Eisenlösung gefüllt hatte, die Blätter des diesem Bohrloch nächsten Astes nach wenigen Tagen vollständig ergrünen, während die übrigen chlorotisch blieben. Lässt man die Nährlösung eisenfrei, so werden oft die ersten mittelst des im Samen vorhandenen Eisens ergrünten Blätter preisgegeben, sie sterben unter Verlust der grünen Farbe ab und dafür werden plötzlich eins oder einige der jüngsten chlorotischen Blätter grün, indem das nun wieder disponibel gewordene Eisen hier verwendet wird. Eine dauernd eisenfrei bleibende Pflanze geht aber nach kurzer Zeit zu Grunde, weil bei Mangel von Chlorophyll die Kohlensäure-Assimilation unmöglich ist. So gehört also das Eisen zu den wichtigsten Stoffen der Pflanze.

Kein anderes Element, insbesondere nicht die dem Eisen nächstverwandten, wie Mangan, Kobalt, Nickel und Thonerde, vermögen das Eisen in dieser Rolle zu ersetzen.

Es ist angenommen, jedoch nicht sicher entschieden worden, dass das Eisen

in die chemische Verbindung des Chlorophylls gehöre. Jedenfalls sind die Quantitäten von Eisen, welche in der Pflanze vorkommen, auffallend geringe, und dies steht wohl im Einklange mit der geringen Menge, in welcher das Chlorophyll in den Blättern enthalten ist. Noch am größten ist der Eisengehalt begreiflicher Weise in den grünen Blättern; so beträgt er z. B. in Tabakblättern 0,33, in Kartoffelblättern 0,34 Procent der Trockensubstanz, während die betreffenden Zahlen für Roggenkörner 0,026, Maiskörner 0,011, Kartoffelknollen 0,42, Fichtenholz 0,003 sind.

In Pilzen und anderen chlorophyllfreien Pflanzen hat man zwar auch Eisen gefunden, allein es muss hier wohl entbehrlich sein, denn nach NÄGELI und anderen Forschern lassen sich Pilze ohne Eisen ernähren.

Literatur. E. und A. GRIS, Compt. rend. 1844—1847 und Ann. des sc. nat. 1857. IV. Sér. T. 7. pag. 201. — SALM HORSTMAR, Versuche über die Ernährung der Pflanzen. 1856. — STOHMANN, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1864. VI. pag. 350. — SACHS, Flora 1862. pag. 183. — Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 141. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. pag. 343. — KNOP, Kreislauf des Stoffes. Leipzig 1868. pag. 614. — NÄGELI, Sitzungsber. d. bair. Akad. 5. Juli 1879.

9. Kapitel.

Die Pflanzenstoffe, ihre Entstehung und Bedeutung in der Pflanze.

§ 84. In der Lehre von der Ernährung hat es sich gehandelt um die Stoffe, welche die Pflanze aus ihrer Umgebung in sich aufnehmen muss, und darum, wie diese rohen Nährstoffe assimilirt, d. h. überhaupt zu pflanzlicher Substanz umgebildet werden. In der letzteren unterscheiden wir nun aber eine überaus große Zahl mannigfaltiger organischer Verbindungen, welche wir als die eigentlichen Pflanzenstoffe bezeichnen, und die alle ihre Entstehung von den rohen Nährstoffen und den ersten Assimilationsproducten ableiten. Es gehört daher auch zur Aufgabe der Physiologie, zu erforschen, wie diese Stoffe in der Pflanze gebildet werden und zu welchem Zwecke sie derselben dienen. Denn wie im Allgemeinen die Pflanze kein Organ zwecklos bildet, so ist anzunehmen, dass auch die verschiedenen Stoffe, welche in ihr erzeugt werden, bestimmte Bedeutungen für das Pflanzenleben haben. Freilich befinden wir uns in dieser Beziehung noch vielfach im Unklaren. Es handelt sich bei den Pflanzenstoffen theils um solche, welche sich in allen Pflanzen wiederholen oder doch wenigstens der großen Mehrzahl derselben eigen sind, theils um solche, welche nur einer oder wenigen Pflanzenarten eigenthümlich sind und sich sonst nirgends im Pflanzenreiche wiederfinden, wie z. B. die Chelidonsäure in Chelidonium, die Aconitsäure in Aconitum und Delphinium, und besonders viele Glykoside und Bitterstoffe, wie das Aesculin in der Rosskastanie, das Fraxinin in Fraxinus, das Lupulin in den Hopfendrüsen etc., sowie zahlreiche Alkaloide, z. B. das Atropin in der Tollkirsche, das Colchicin in Colchicum, das Veratrin in Veratrum, die Chinabasen in den Cinchona-Arten etc. Wir wissen nicht, warum hier diese specifischen Stoffe gebildet werden, und ob sie eine specifische Rolle spielen oder, wie es eher scheint, nur die analogen Stoffe, die bei anderen Pflanzen sich finden, vertreten.

A. Der physiologische Charakter der Pflanzenstoffe.

§ 85. Wenn man sich über die Bedeutung der Pflanzenstoffe überhaupt klar werden will, so wird dies durch die nachfolgende Eintheilung, in welche sie nach ihrem physiologischen Charakter zerfallen, geschehen können. Es mag aber schon im Voraus darauf aufmerksam gemacht werden, dass mehrfach ein und derselbe Stoff in mehreren dieser Kategorien genannt werden wird, dass er also verschiedene Functionen in der Pflanze haben kann.

I. Baustoffe können diejenigen Verbindungen genannt werden, welche zum Aufbau einer jeden Zelle, mithin aller Gewebe und somit des ganzen Pflanzenkörpers nothwendig gebraucht werden, also die zellhaut- und protoplasmabildenden Substanzen. Als Baustoffe der Zellhaut benutzen die Pflanzen ganz allgemein Cellulose (§ 90); außerdem für die verholzten Membranen des Holzes (S. 83) auch noch Lignin, und für die verkorkten und cuticularisirten Zellen (S. 80.) Korkstoff oder Cuticularsubstanz (§ 98), übrigens als Beihülfe sogar anorganische Stoffe, wie Kieselsäure (S. 90) oder Kalksalze (S. 89). Zum Aufbau des Protoplasmas und der Zellkerne dienen hauptsächlich die verschiedenen Eiweißstoffe (§ 95). Endlich könnte man zu den Baustoffen auch solche Verbindungen rechnen, welche durch ihr Auftreten im Zellsafte der saftreichen Zellen den Turgor dieser Zellen (S. 298) bedingen und also mit zu der natürlichen Beschaffenheit der Zellen und Gewebe beitragen. Gewisse lösliche Kohlenhydrate, namentlich Zuckerarten, ferner Pflanzensäuren, sowie salpetersaure und andere anorganische Salze haben also jedenfalls außer der Rolle, die sie in der Ernährung spielen, auch noch diese Nebenbedeutung.

§ 86. II. **Die bei der Nahrungserwerbung, im Assimilations- und Verdauungsprocesse gebrauchten Stoffe.** Wir haben in der Ernährungslehre erfahren, dass die Pflanze bei der Erwerbung der Nährstoffe aus dem Erdboden oder aus anderen festen Substraten mit Hülfe eigenthümlicher Ausscheidungen unlösliche Substanzen auflösbar und damit aufnehmbar zu machen vermag, wie die auflösenden Wirkungen der Wurzelhaare der höheren Pflanzen unlöslichen Mineralstoffen und vielleicht auch festen Humuskörpern gegenüber (S. 526) sowie die gleichen Wirkungen vieler Pilzmycelien auf die von ihnen bewohnten festen Substrate (S. 527) beweisen. Durch welche Stoffe diese Wirkungen hervorgebracht werden, ist uns freilich noch ganz ungenügend bekannt; vielfach dürften es freie organische Säuren sein. — Für die Assimilation der Kohlensäure ist der Chlorophyllfarbstoff bestimmt (S. 535). — Bei den insektenfressenden Pflanzen geschieht die Verdauung des thierischen Eiweißes durch peptonisirende Stoffe und durch freie Säure, welche in den Digestionsdrüsen abgesondert werden (S. 561). Auch bei den pilzeverdauenden Pflanzen muss wohl etwas Aehnliches erfolgen, nur sind hier die wirksamen Stoffe nicht näher bekannt.

§ 87. III. Die Secrete und anderen Endproducte des Stoffwechsels. Sehr viele eigenthümliche Stoffe werden in der Pflanze erzeugt und mehr oder weniger angehäuft, ohne dass sie nachher zu einem anderen Zwecke verbraucht würden, vielmehr bleiben sie dauernd aus dem Stoffwechsel ausgeschieden und sind gewöhnlich noch beim Tode der betreffenden Pflanzentheile in unveränderter Menge zurückgeblieben, während sonst alle brauchbaren Stoffe der Pflanze aus solchen Organen, die dem Tode anheimfallen, vorher zurückgenommen werden, um anderweitig wieder Verwendung zu finden, ausgenommen die zellhautbildenden Stoffe, die dann immer preisgegeben werden. Die eben bezeichneten Stoffe nennt man daher generell Secrete, wohl auch Excrete; letzteres in den Fällen, wo sie außerhalb von Zellen zur Ausscheidung kommen; doch ist eine derartige Unterscheidung weder durchführbar noch erforderlich. Es handelt sich hier um alle die Bildungen, welche wir schon in der Anatomie, besonders im Secretionssystem (S. 211) so ausführlich kennen gelernt haben, dass wir füglich auf jene Darstellung verweisen können. Wenn uns dort nur das anatomische Auftreten dieser Stoffe interessirte, so haben wir es hier mit der Bedeutung zu thun, welche diese Secretionen für das Leben der Pflanze haben. Nach dem, was soeben von dem Schicksale der Secrete gesagt wurde, könnte der Gedanke aufkommen, als läge in der Bildung derselben ein Luxus, eine Vergeudung, die um so schwerer ins Gewicht fallen würde, als es sich dabei vielfach um überaus kohlenstoffreiche Körper handelt, zu deren Gewinnung es einer bedeutenden Leistung der Assimilationsthätigkeit der Pflanze bedarf. Nun hat man sich wohl mit dem Auskunftsmittel begnügt, diese Stoffe für Nebenproducte des Stoffwechsels zu erklären; allein Niemand vermochte einen Nachweis dafür zu geben, dass und warum diese Stoffe als unvermeidliche Nebenproducte nothwendig entstehen müssten. Wohl aber können wir jetzt in den meisten Fällen erkennen, dass den Secreten eine positive physiologische Bedeutung zukommt, durch welche sie für die Bedürfnisse der Pflanze zweckmäßig oder unentbehrlich sich erweisen, wenn auch in dieser Beziehung noch nicht alle Zweifel gelöst sind. Wir finden, dass die Pflanze mit ihren Secretionen die allerverschiedenartigsten Zwecke verfolgt und erreicht, wie aus der nachstehenden Uebersicht zu entnehmen ist.

A. Oberhautsecretionen, d. h. solche, bei denen es für die Rolle, welche das Secret spielt, wesentlich ist, dass dasselbe an der Oberfläche des Pflanzentheiles sich befindet. Hierher gehören:

1. Wachsausscheidungen an der Oberfläche oberirdischer Pflanzentheile, an vielen kahlen Blättern und Beerenfrüchten einen dünnen Reif darstellend, den man abwischen kann (S. 133—134). Diese Wachsüberzüge verhindern das Benetztwerden des Pflanzentheiles mit Wasser und schützen denselben daher vor den schädlichen Einflüssen anhaltender Nässe, verhüten auch das die Function der Spaltöffnungen störende Bedecktsein mit Wasser (S. 341) und wirken auch vermindernd auf die Transpiration (S. 334).

2. Ausscheidungen von ätherischen Oelen und Balsamen an der Oberfläche oberirdischer Pflanzentheile. Hierher gehören namentlich die klebrigen und mehr oder weniger stark riechenden firnisartigen Ueberzüge, mit welchen alle

Theile der Knospen und die aus dem Knospenzustande sich entfaltenden Blätter mancher Bäume bedeckt sind und die bisweilen auch noch an den erwachsenen Theilen sich erhalten, wie bei den Birken, Erlen, Pappeln (S. 142—143), sowie die klebrige und stark riechende Behaarung mancher Kräuter, wie Labiaten, Pelargonium etc., welche durch Drüsenhaare hervorgebracht wird, deren Endzellen das Secret ausscheiden und zu denen auch die Hopfendrüsen gehören (S. 142). Diese Secrete dürften einestheils dazu bestimmt sein, eine zu große Transpiration dieser zarten Theile zu verhüten, anderntheils ihres üblen Geruches wegen schädliche Thiere fern zu halten.

3. Die Honigausscheidung in den sogenannten Nectarien, d. s. die in der Anatomie als Drüsenflecke charakterisirten Stellen, wo die Epidermiszellen einen zuckerhaltigen süßschmeckenden Saft ausschwitzen (S. 142). Die Nectarien sind vorzugsweise in den Blüthen vertreten, und die Erzeugung von Honig daselbst hat den Zweck, die zur Uebertragung des Blüthenstaubes und daher zur Befruchtung nothwendigen Insekten zum Besuche der Blüthen anzulocken. Die verschiedenartige Lage, die sie in den Blüthen einnehmen, steht immer in inniger Beziehung zu diesem Zwecke, sie wird beim Baue der Blüthen in der Morphologie näher erläutert werden.

B. Innere Secretionen, wo die Secrete im Inneren der Pflanzentheile verborgen, in besonderen Zellen oder Röhren oder intercellularen Behältern eingeschlossen sind und nie oder nur etwa in Folge von Verwundung hervortreten.

1. Kalksalze. Die Abscheidung von Kalksalzen, die theils als kohlensaurer Kalk, wie in den Cystolithen (S. 89), theils als Calciumoxalatkrystalle (S. 58) auftreten, fällt unter den Begriff der Secrete, in sofern als dieselben unverbraucht in den Geweben der Pflanze liegen bleiben. Wir haben auch schon bei der Ernährung gesehen, dass der Kalk, soweit er die Einführung von Salpeter-, Phosphor- und Schwefelsäure in die Pflanze vermittelt, nachdem er diese Säuren für die Eiweißbildung abgegeben hat, in jener unlöslichen und indifferenten Form in der Pflanze abgelagert wird (S. 591). Die Oxalsäure würde hiernach zum Zwecke der Neutralisirung des überschüssigen Kalkes von der Pflanze gebildet werden. Man vergleiche übrigens das über diese Säure unten bei den einzelnen Pflanzenstoffen Gesagte.

2. Gummi und Schleim. Bei verschiedenen Pflanzenfamilien sind einzelne Zellen (S. 212) oder intercellulare Behälter (S. 219), welche zerstreut im Grundgewebe der verschiedensten Organe liegen, ganz mit klarem, wasserreichem Gummi oder Schleim erfüllt. Man hat wohl nicht mit Unrecht die Vermuthung ausgesprochen, dass diese hygroskopischen Substanzen eine Art Wasserspeicher für die Gewebe und Organe darstellen, in denen sie vorkommen. Der in der Epidermis mancher Samen enthaltene Schleim (S. 86) dient dagegen dazu, dass der Samen am Boden festklebt und sein Keimwürzelchen in denselben eintreiben kann.

3. Aetherisches Oel und Harz. Mit solchem sind erfüllt entweder einzelne Zellen, welche im Grundgewebe mancher Pflanzen vertheilt liegen (S. 212), oder intercellulare Behälter, welche bald als Oel- oder Harzkanäle auf lange Strecken durch die Pflanzentheile sich hinziehen, wie bei den Coniferen, bei den Umbelliferen und vielen meist den Tropen angehörigen Pflanzenfamilien (S. 217—218), bald als rundliche Oeldrüsen zerstreut im Grundgewebe der Blätter und Früchte liegen, wie bei Myrtaceen, Aurantiaceen, Diosmeen, Rutaceen und Hypericum (S. 219). Was die Bedeutung dieser Secrete anlangt, so ist eine Wiederverwendung derselben im Stoffwechsel ausgeschlossen; sie als nothwendige Nebenproducte des Stoffwechsels zu betrachten, dafür liegt gar kein Grund vor. Die einzige plausible Bedeutung ist die zuerst von de Vries ausgesprochene, dass sie als Abschreckungsmittel gegen Thiere, von denen der Pflanze Verletzungen drohen, dienen und dass außerdem die in den langen Kanälen enthaltenen Oele oder Harze bei wirklich eingetretener Verwundung der Pflanze sofort reichlich ausfließen, als ein natürlicher Wundbalsam die Wunde bedecken und sie vor dem sonst unvermeidlichen Wundfäuleprocesse schützen. Die antiseptischen und conservirenden Eigenschaften dieser Pflanzensecrete, besonders des Terpentinöls und Harzes der Coniferen und der daraus dargestellten Producte sind

bekannt und werden zu dem gleichen Zwecke auch künstlich angewendet, indem man z. B. die Wunden der Baumstämme theert.

4. Milchsaft. Die auffallende Erscheinung, dass Pflanzen bei der geringsten Verletzung einen milchartigen Saft von sich geben, ist auf gewisse phanerogame Familien und unter den Pilzen auf einige Agaricinen beschränkt und beruht darauf, dass diese Pflanzen besondere Organe in ihren Geweben besitzen, die wir schon in der Anatomie theils als Milchröhren oder als Milchsaftgefäße (S. 213), theils als intercellulare Milchsaftgänge (S. 219) kennen gelernt haben. Die Ansichten über die Bedeutung des Milchsaftes sind noch heutigen Tages schwankend. Dass derselbe ein allgemeiner Lebenssaft der Pflanze, vergleichbar dem Blute der Thiere wäre, wie es einst C. H. Schultz lehrte, ist schon von Mohl hinlänglich widerlegt worden. Unbefangenere Ueberlegungen haben ja längst klar gestellt, dass die Milchsäfte zum wesentlichen Theile keine ernährenden Stoffe führen. Der Milchsaft ist eine Emulsion von zahllosen äußerst kleinen Körnchen, welche aus Kautschuk, Fett, Wachs, ätherischen Oelen und Harzen bestehen, die nach anderweiten Erfahrungen wohl größtentheils keinen Nährwerth besitzen. Außerdem finden sich aber im Milchsafte meist aufgelöst eine Menge anderer Körper, von denen freilich einige an und für sich zu den ernährenden Stoffen gehören, nämlich größere oder kleinere Mengen Glykose, Stärke und andere Kohlenhydrate, Gerbstoffe, Eiweißstoffe und Alkaloide. Dass solche nährenden Stoffe in den Milchsäften nicht fehlen, hat nun zu der Ansicht geführt, dass die letzteren sowohl zur Aufnahme von unbrauchbaren Excreten als auch zur Vertheilung plastischer Stoffe in der ganzen Pflanze dienen; die letztere Bedeutung wurde namentlich aus dem Umstande gefolgert, dass das System der milchführenden Organe ein anastomosirendes Netz in der Pflanze bildet (S. 214). Besonders haben Faivre und Schullerus einen Verbrauch des Milchsaftes in den Pflanzen nachzuweisen versucht, indem sie ein Wässerigwerden des Milchsaftes, d. h. Abnahme seiner Trübung, bei Nahrungsmangel, nämlich beim Wachsen im Dunkeln oder am Lichte in kohlensäurefreier Atmosphäre, eintreten sahen, dagegen Wiederbildung des normalen Milchsaftes beobachteten, wenn die Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation gegeben waren. Indessen beweisen diese Beobachtungen nicht, dass die hungernde Pflanze aus dem Milchsaft wirklich Stoffe herausnimmt, denn dieser Saft muss nothwendig dünnflüssiger werden, wenn er sich auf die länger werdenden Stengel vertheilt, ohne dass erwährenddem neue feste Substanz erhält. Und selbst wenn die Pflanze im Hungerzustande ihren Milchsaft angriffe, so würde dies diejenige Bedeutung des Milchsaftes noch nicht widerlegen, die ich mit de Vries für die einzig wesentliche halte, nämlich die, ein Schutzmittel gegen Verwundung durch kleine Thiere zu sein, welche durch ihren Fraß die Pflanze bedrohen. Für diesen Zweck muss gerade das in der ganzen Pflanze zusammenhängende anastomosirende System der Milchröhren von Bedeutung sein, weil es an jedem beliebigen Punkte die Ergießung einer reichlichen Saftmenge gestattet. Die Orientirung der Milchröhren nahe unter der Epidermis oder vor den Fibrovasalsträngen deutet an, welche Partien die Pflanze besonders vor Zerstörung zu schützen sucht. Dass der Milchsaft ein ausgezeichnet wirkendes Abschreckungsmittel gegen die genannten Feinde ist, erhellt schon aus der dadurch erst in ihrer Bedeutung verständlich werdenden, jedem Beobachter zuerst auffallenden Erscheinung, dass bei der geringsten Verletzung der Pflanze dem feindlichen Körper Milchsaft entgegenstürzt und ihn förmlich überschüttet. Nicht minder bedeutungsvoll müssen uns die bitteren und narkotischen Eigenschaften dieser Milchsäfte erscheinen, vermöge deren sie auf den thierischen Organismus eine sehr kräftige Wirkung ausüben, denn unter den gerade in diesen Secreten enthaltenen Alkaloiden sind die furchtbarsten Pflanzengifte. Der eintrocknende und vermöge seines Harz- und Kautschukgehaltes eine Decke bildende Michsaft wirkt hinterher wohl auch noch als conservirender Wundverschluss.

Die Gummiharze, welche bei manchen Pflanzen den Milchsaft vertreten (S. 219), dürften eine analoge Bedeutung haben.

Literatur. C. H. Schultz, Die Cyklose des Lebenssaftes in den Pflanzen. Breslau 1841. — Mohl, Botan. Zeitg. 1843. pag. 553. — Sachs, Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 386. — Faivre, Ann. des sc. nat. 1866. 5. sér. T. VI. pag. 33; 1869. 5. sér. T. X. pag. 97. — Compt. rend. 1879. Bd. 88. pag. 369. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 325. — Hansen, Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Erlangen, 8. November 1880. — De Vries, Landwirthsch. Jahrb. 10. pag. 687. — Schullerus, Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes. Abhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 24.

5. Vielleicht haben auch noch einige Secrete, insofern es Stoffe sind, welche den Thieren widrig sind, eine ebensolche Bedeutung, zumal da auch sie im Grundgewebe zerstreut oder vor den Fibrovasalsträngen liegen, wie die in verschiedenen Pflanzen vorkommenden besonderen Gerbstoffzellen und die Aloëzellen der Aloë-Arten (S. 213). Die sogenannten Eiweißschläuche der Cruciferen, in denen nach neueren Untersuchungen der Sitz des Myrosins zu suchen ist, und die ähnlichen Idioblasten der Capparideen und Fumariaceen (S. 212), die man wohl als Vertreter der bei diesen Familien fehlenden, aber bei den nächstverwandten Papaveraceen vorhandenen Milchröhren angesehen hat, gehören wohl auch zu den Secretionsorganen.

6. Es kommen noch viele andere Stoffe in der Pflanze vor, die auch Endproducte des Stoffwechsels sind, d. h. einmal gebildet, keine Wiederverwendung finden. Auch von diesen hat jeder seine bestimmte Bedeutung für diesen oder jenen Lebenszweck. Das gilt z. B. von den verschiedenen Farbstoffen, welche die bunten Farben der Blumenblätter bedingen und mit letzteren verloren gehen. Diese werden zu dem Zwecke gebildet, die Blüthen den Augen derjenigen Insekten auffallend zu machen, welche durch ihren Besuch dieselben befruchten sollen. Auch die in den wohlriechenden Blüthen entstehenden ätherischen Oele, welche auf den Geruchsinn dieser Thiere wirken, sind Anlockungsmittel für den gleichen Zweck. Ebenso sind alle die Stoffe, welche die genießbaren Früchte einladend für Thiere oder Menschen machen, Hülfsmittel, um die Samen der betreffenden Früchte durch Vermittelung ihrer Nachsteller zu verbreiten; die Farbstoffe, der Zucker, die Pectine, die organischen Säuren, die aromatischen Stoffe, die in den saftigen Früchten enthalten sind, fallen alle unter diesen Gesichtspunkt. Im Kernholz und Wundholz der Bäume sind das Kern- und Wundgummi, womit sich die Lumina der Gefäße ausstopfen, sowie die verschiedenen Farbstoffe, die in farbigen Kernhölzern auftreten, von Bedeutung, da sie die in diesen Fällen erforderliche Unwegsamkeit des Holzes für Luft und Wasser erzielen (S. 200—201 u. 321) und conservirend wirken. Auch Gerbstoffe, Glykoside, Phloroglucin sind wohl meist aus dem Stoffwechsel ausgeschaltete Nebenproducte.

§ 88. IV. Die Reservestoffe. Die Pflanze sorgt vielfach für später auftretende Nahrungsbedürfnisse dadurch, dass sie in möglichster Nähe der Orte, wo diese Bedürfnisse eintreten werden, vorher das erforderliche Quantum assimilirten Nahrungsmateriales niederlegt. Wenn dann die Zeit des Bedarfes kommt, so sehen wir diese Stoffe aus den Magazinirungsorten wieder verschwinden, weil sie eben zu den Neubildungen, die die Pflanze jetzt macht, verbraucht werden. Die aufgespeicherten Stoffe bezeichnet man daher generell mit dem Eingangs genannten Ausdrucke. Ausnahmslos sind es lebensthätige Zellen, in denen die Reservestoffe aufgespeichert werden, weil die Erzeugung sowohl, wie die Wiederauflösung und Abfuhr solcher Stoffe die Gegenwart activen Protoplasmas voraussetzen. Diese Zellen gehören hauptsächlich dem Grundgewebe an und sind von uns oben als Speichergewebe (S. 207) bezeichnet worden. Die Stoffe selbst, denen wir hier begegnen, sind zwar je nach Einzelfällen verschiedener Natur; aber übereinstimmend finden

wir, dass es zweierlei Material ist, mit dem wir es hier zu thun haben: zellhautbildende und protoplasmabildende Stoffe. Das ist auch sehr begreiflich, denn bei allen Neubildungen der Pflanze, mag es sich nun bloß um neue Gewebe innerhalb desselben Pflanzentheiles, oder um die Anlage und das Heranwachsen ganz neuer Pflanzentheile handeln, immer kommt es darauf an, neue Zellen zu bilden, also neue Zellhäute und neue protoplasmatische Körper (Protoplasma, Zellkerne, Chlorophyllkörper). Als zellhautbildende Stoffe müssen wir diejenigen Reservestoffe bezeichnen, welche stickstofffreie Verbindungen darstellen, und solche finden sich in den reservestoffhaltigen Zellen in besonders großer Menge, bald in Form von Stärkemehl, bald als Zucker, bald als Inulin, bald auch in Form von Verdickungsschalen der Zellmembran, die aus Amyloid oder Reservecellulose bestehen (S. 88), bald endlich auch als fette Oele. Die protoplasmabildenden Stoffe müssen natürlicher Weise Stickstoffverbindungen sein; darum treten sie hauptsächlich als verschiedenartige Eiweißstoffe auf, sei es in Form von reichlichem Protoplasma, sei es in Form der dem Protoplasma eingelagerten Aleuronkörner (S. 44), oder auch in Form der schleimigen Eiweißmassen, die den Inhalt der Siebröhren (S. 182) ausmachen. Es ergiebt sich hieraus, dass mit Rücksicht auf den Hauptzweck, die Bildung neuer Organe, diese verschiedenen Stoffe physiologisch gleichwerthig sind, da sie ja einander vertreten können, wie es besonders bei den zellhautbildenden Stoffen deutlich ist. Während es z. B. beim keimenden Weizenkorn Stärkemehl ist, welches das Material für die Zellhäute des wachsenden Keimpflänzchens liefert, ist dem keimenden Rapssamen zu diesem Zwecke ausschließlich fettes Oel gegeben. Es ist nun selbstverständlich, dass diese verschiedenen Stoffe von den ersten Assimilationsproducten der Pflanze sich herleiten müssen, dass sie also erst unter mannigfaltigen Metamorphosen aus diesen entstanden und von den Orten der Assimilation aus nach den Reservestoffbehältern hin gewandert sein müssen, wie es auch andererseits klar ist, dass sie behufs ihrer Verwendung von dort aus nach den Verbrauchsorten wandern und abermalige Metamorphosen erleiden müssen, bevor die stabile Form des Zellstoffes und Protoplasmas der neu zu bildenden Organe erreicht ist. Diese Umsetzungen und Wanderungen sollen uns jedoch erst im nächsten § beschäftigen.

1. Reservestoffe für Gewebebildungen in schon vorhandenen Organen. Aufgespeichertes Reservematerial kann in demselben Organe Verwendung finden zur Bildung neuer Gewebe, die erst in einem vorgerückteren Alter des Organes geschaffen werden sollen. Namentlich gehören hierher die Fibrovasalstränge, welche in den jungen Stengeln und Blattstielen von einer Stärkescheide umgeben sind, d. h. von einer Schicht von Zellen, welche Reservestärkemehl ziemlich reichlich enthalten, dasselbe aber später verlieren in dem Maße, als sich die dickwandigen Bastzellen sowie die Elemente des Holzbündels der Fibrovasalstränge entwickeln. Auch für das secundäre Dickenwachsthum des Holzkörpers der Gymnospermen und Dicotylen werden Reservestoffe an

jedem Punkte der Längenausdehnung des Holzkörpers niedergelegt und, wo es sich um vieljährige Stamm- und Wurzelorgane handelt, jedes Jahr erneuert, um während des Winters bis zum Bedarf im nächsten Frühjahre darin zu ruhen. Die zellhautbildenden Stoffe sehen wir hier als Stärkemehl in den parenchymatischen Zellen des Holzkörpers, wenigstens des lebensthätigen Splintringes sich anhäufen, also in den Markstrahlzellen (S. 186) und Holzparenchymzellen (S. 182). Diese Ablagerung beginnt nach Th. Hartig zuerst in den Wurzeln und schreitet nach oben allmählich weiter; z. B. bei Ahorn schon Mitte Mai und ist Anfang August in den jüngeren Zweigen beendet; bei der Eiche dauert dies vom Juli bis Mitte September, bei der Kiefer vom September bis Mitte October. Das Wiederverschwinden dieser Stärke macht sich dann im Frühjahre im Allgemeinen in umgekehrter Richtung bemerklich. Die protoplasmabildenden Stoffe werden hier vorzugsweise im Siebtheil niedergelegt, als Eiweißmassen in dem Inhalte der Siebröhren und als Protoplasma in den Cambiformzellen und im Cambium (S. 182). Der Umstand, dass die Markstrahlen an verschiedenen Punkten im Holze beginnend doch alle in gerader Linie bis in das Cambium laufen, ist vollkommend zweckentsprechend, um das Reservematerial aus den Markstrahlen und aus den Holzparenchymgruppen, mit denen diese in Verbindnng stehen, nach dem Verbrauchsorte zu leiten. In gleicher Weise zweckentsprechend ist auch die Orientirung des Strahlenparenchyms im Phloëm, welches die Bastgruppen durchbrechend ebenfalls bis zum Cambium sich erstreckt und diesem also die Eiweißstoffe aus dem Phloëm zuleiten kann. Die reichlichen Stärkemengen, welche im Winter im Holze enthalten sind, verschwinden wieder, sobald die Bildungsthätigkeit im Frühjahre beginnt. Im Sommer ist darin kein Stärkemehl zu finden, aber vor dem Herbste häuft es sich regelmäßig wieder in denselben Zellen an. Der Reichthum des Splintholzes an Stärkemehl im Winter hat Veranlassung gegeben, bei Hungersnoth aus Holz Brod zu bereiten. — Die Samenschalen, die sich in ihren verschiedenen Schichten mit zum Theil sehr dickwandigen Zellen erst kurz vor der Samenreife ausbilden, finden das hierzu erforderliche Material in einer der Samenschale angehörigen, anfangs mit plastischen Stoffen erfüllten Schicht dünnwandiger Zellen, der sogenannten Nährschicht (S. 158), welche im fertigen Zustande des Samens ihren Inhalt gänzlich verloren hat und bis zur Undeutlichkeit collabirt ist. Die Schleimzellen der Samenschalen (S. 86) sind, wie ich gezeigt habe, in der Jugend mit Stärkemehl erfüllt, welches das Material für die aus Schleim bestehenden Membranverdickungen liefert und daher in dem Maße verschwindet, als letztere sich ausbilden.

2. Reservestoffe für Neubildung von Organen. Zweitens braucht die Pflanze überall da Reservestoffe, wo neue Organe aus einem vorhandenen hervorwachsen sollen, Ernährungs- oder Assimilationsorgane aber um diese Zeit noch nicht vorhanden sind, indem meist gerade sie erst gebildet werden sollen. Dieser Fall liegt vor zunächst bei der Keimung der Sporen und Samen. In den keimungsfähigen Sporen der Kryp-

togamen findet sich immer ein Quantum von Reservestoffen, meistens in Form von fettem Oel, welches in dem reichlichen Protoplasma vertheilt ist; mit Hülfe dieser Stoffe wird bei der Keimung der Sporen der Keimschlauch zu mehr oder weniger weiter Entwickelung gebracht, bei den Rhizocarpeen sogar die ganze Prothallium- und Embryobildung ermöglicht. Weit größere Quantitäten von Reservestoffen erhalten die Samen der Phanerogamen von der Mutterpflanze, und wegen dieses Reichthums an nährenden Stoffen sind eben gerade die Samen die werthvollsten Nahrungsmittel für Thiere und Menschen. Hier ist es entweder der Embryo selbst, dessen sämmtliche Zellen, besonders diejenigen der in diesem Falle sehr voluminösen Cotyledonen, während der Reifung mit Reservestoffen vollgepfropft werden, oder es befindet sich zu diesem Zwecke neben oder um den Embryo herumliegend ein besonderes Speichergewebe, das Endosperm. Die protoplasmabildenden Stoffe werden hier als Aleuronkörner, die zellhautbildenden bald als Stärkemehl, bald als fettes Oel, bald als Verdickungsschalen der Zellmembranen, die aus Reservecellulose oder Amyloid bestehen, abgelagert. Alle diese Reservestoffe verschwinden bei der Keimung der Samen in dem Maße, als der Embryo sich zum Keimpflänzchen entwickelt; sie reichen soweit, bis das letztere die nöthigen Wurzeln und eine gewisse grüne Blattmasse gebildet hat, um sich nun selbständig zu ernähren.

Einen anderen Fall, wo für aufkeimendes Leben Reservestoffe gebraucht werden, bieten die Ueberwinterungsorgane der perennirenden Pflanzen. Bei den Stauden sind es die ausdauernden unterirdischen Theile, also bald Wurzeln, bald Rhizome, bald Knollen, bald die schalenförmigen Blätter von Zwiebeln, deren Grundgewebe im Winterzustande mit Reservestoffen vollgefüllt ist und dieselben im Frühlinge an die austreibenden Organe abgiebt. Als stickstofffreie Reservestoffe fungirt hier meist Stärkemehl, doch wird das erstere bei manchen Pflanzen durch Inulin (S. 64) vertreten, wie bei vielen Compositen, Campanulaceen, Lobeliaceen und Verwandten, oder durch Rohrzucker, der gleich dem Inulin im Zellsafte des Speichergewebes gelöst ist, wie bei den Runkelrüben, in manchen Umbelliferen, Labiaten etc., oder durch Traubenzucker, wie bei Allium cepa und wahrscheinlich auch anderen Liliaceen, auch bei Arten von Primula und Globularia; selten findet sich hier fettes Oel, wie in den Rhizomen von Polypodium vulgare und in den Knollen von Cyperus esculentus. Bei den Holzpflanzen nimmt das Grundgewebe der Knospen und der diese tragenden ein- und wenigjährigen Triebe, und wenn sie wintergrüne Blätter haben, auch dasjenige der letzteren, sogar das eigentliche Assimilationsgewebe reichlich Reservestärke auf. Indessen wird bei den Holzpflanzen, wie Russow gezeigt hat, die im Herbst in der Rinde der Zweige abgelagerte Stärke während des Winters ganz oder theilweise in Fett umgewandelt, und letzteres bildet sich erst im Frühlinge vor dem Knospenaustrieb in Stärke zurück, um dann als solche verbraucht zu werden. Nach E. Schulz soll in immergrünen Blättern außer Stärke auch fettes Oel und sogar Gerbstoff als Reservestoff aufgespeichert werden.

Auch ist von Fischer im Winter Glykose in Rinde und Holz von Holzpflanzen gefunden worden. Die stickstoffhaltigen Reservestoffe aller genannten Ueberwinterungsorgane sind meist Protoplasma nebst Albumin und Amiden, die dann im Zellsaft gelöst sind (letztere z. B. in Kartoffelknollen, Rüben und Dahliaknollen). In manchen Kartoffelsorten spielen zugleich Proteïnkrystalloide (S. 47) diese Rolle. Bei manchen Pflanzen bleiben auch unverarbeitete Nitrate als Reservematerial in unterirdischen Organen während des Winters liegen.

Da es nun gelingt, die Sporen der meisten Kryptogamen zum Keimen und zur Bildung von Keimschläuchen, sowie die Samen, Knollen, Zwiebeln, und abgeschnittene knospentragende Baumzweige zum Wachsthum der Wurzeln, und zur Entfaltung von Knospen, oft selbst zur Bildung von Blüthen zu veranlassen, indem man ihnen keinerlei Nährstoffe, sondern nur reines Wasser und sauerstoffhaltige Luft zuführt, und da dies sogar geschieht, wenn dabei die Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation (Licht) ausgeschlossen sind, so folgt ohne Weiteres, dass die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe das Material zum Wachsthum dieser neugebildeten Theile liefern; in der That sieht man dabei auch die Reservestoffbehälter in dem Maße sich entleeren, wie das Wachsthum der Keime fortschreitet. Lässt man jene Pflanzentheile im Finstern keimen und austreiben, so erfährt man ungefähr, wieviele neue Organe sich aus den Reservestoffen bilden konnten, bis diese ganz aufgebraucht sind, wo dann das Wachsthum stillsteht, wenn nicht inzwischen Ernährung und Kohlensäure-Assimilation ermöglicht werden. Die Thatsache, dass Samen, denen man die Reservestoffbehälter ganz oder größtentheils weggeschnitten hat, oder Kartoffelaugen, an denen man nur ein kleines Stück Knollenfleisch gelassen hat, nur sehr langsam keimen und zwerghaft reducirte Pflanzen liefern, findet hieraus auch ihre Erklärung.

Es darf übrigens nicht vergessen werden, dass die hier als zellhautbildende und protoplasmabildende Reservestoffe charakterisirten Verbindungen auch gleichzeitig zum Theil noch andere Verwendung finden, denn erstens bilden sich in den neuen Organen während des Wachsthums auch noch verschiedene andere Stoffe, wie Pflanzensäuren, Gerbstoffe, Farbstoffe etc., wozu jene auch das Material liefern; und zweitens wird auch ein großer Theil der stickstofffreien Reservestoffe in Folge der Athmung (S. 492) zerstört, nämlich zu Kohlensäure und Wasser verbrannt.

Zu den hier in Kürze gegebenen Darstellungen mögen noch einige erläuternde Bemerkungen gefügt werden.

Bezüglich der Reservestoffe für Gewebebildungen bestanden bis in die jüngste Zeit irrige Anschauungen. Die oben als Stärkescheide charakterisirte Gewebeschicht wurde von Sachs als die Bahn für die Wanderung der Kohlenhydrate in der Pflanze erklärt, und alle neueren Physiologen sind ihm darin gefolgt, obgleich kein anderer Grund dafür vorlag, als dass es sich um stärkeerfüllte Zellenzüge handelt, die den Gefäßbündeln folgen und daher wie diese durch die Pflanzentheile sich hinziehen. Durch die Untersuchung, die ich in meinem Institute durch Heine anstellen ließ, ist nachgewiesen worden, dass die Stärke in der Stärkescheide nicht in Wanderung begriffen, vielmehr als ruhender Reservestoff für die weitere Ausbildung der Gefäßbündel

niedergelegt ist, indem sie hauptsächlich das Material für die stark sich verdickenden Membranen der Bastzellen liefert. Die Hauptgründe hierfür sind folgende. Die Stärkescheide liegt stets in der unmittelbarsten Nachbarschaft der Fibrovasalstränge, insbesondere direct vor den Stellen, wo die Bastzellgruppen sich bilden sollen. Sie umgiebt daher in den Dicotylen-Stengeln als ein einfacher Ring den Kreis der Fibrovasalstränge (in Fig. 123, S. 175 zwischen Rinde *r* und dem Fibrovasalstrange sichtbar); ja bisweilen ist dieser Stärkering partiell, nämlich genau mit den Stellen correspondirend, an denen der Gefäßbündelring die Bastzellgruppen bildet. Bei den Monocotylen, wo die einzelnen Fibrovasalstänge von einer Bastscheide ganz umgeben sind, hat auch jeder seine eigene ringsum gehende Stärkescheide (Fig. 225). Wenn durch Ringelung des Stengels die Stärkescheide in der Längsrichtung unterbrochen wird, so erfolgt weder Stauung auf der einen noch Verschwinden der Stärke auf der andern Seite der Ringwunde. Vielmehr giebt die Stärkescheide ihren Inhalt später und zwar in der ganzen Ausdehnung ab in dem Maße, als die Bastzellgruppen gebildet werden. Ihre Stärke ist daher nur in einer gewissen Jugendperiode des Pflanzentheiles vorhanden und ist vollständig verschwunden, sobald jene Bastzellen

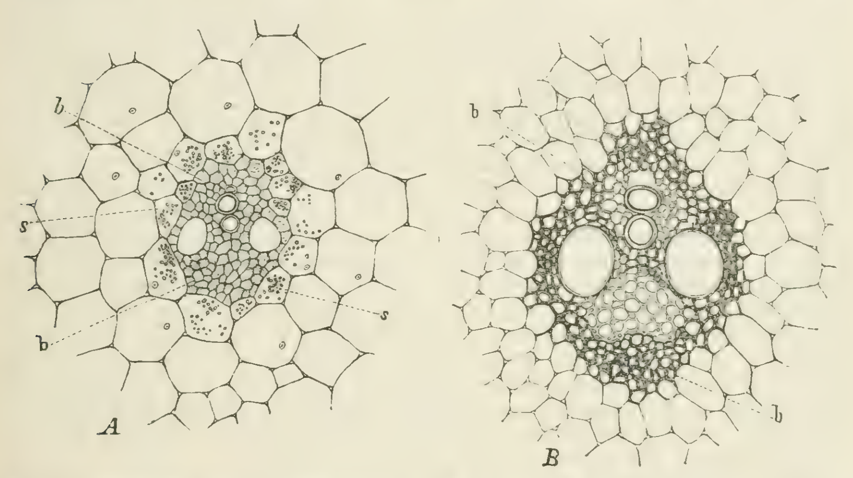


Fig. 225. Querschnitt eines Fibrovasalstranges des Maisstengels, *A* im jugendlichen, *B* im erwachsenen Zustande, beide in gleicher Vergrößerung. Erklärung im Texte.

fertig sind, zu einer Zeit, wo noch sehr lebhafte Wanderungen von Kohlenhydraten in dem Pflanzentheile stattfinden. Umhüllt man an einer im Dunkeln gewachsenen Keimpflanze von Phaseolus ein Stück des Stengels mit Stanniol und lässt die Pflanze dann am Lichte ergrünen und weiterwachsen, so unterbleibt in dem verdunkelten Stück die Erfüllung der Stärkescheide mit Stärke, aber auch die entsprechende Ausbildung der Bastzellen, die ja durch Dunkelheit verhindert wird (S. 350), während ober- und unterhalb dieser Stelle in gewöhnlicher Weise Stärkescheide und Fibrovasalstränge sich ausbilden. Besonders einleuchtend wird die Bestimmung des in der Stärkescheide niedergelegten Materiales werden, wenn man in unserer Fig. 225 einen Fibrovasalstrang des Mais im jungen Stengel *A* und im ausgebildeten Stengel *B*, beide in gleicher Vergrößerung mit einander vergleicht. Wir sehen, wie durch Wachsthum aller einzelnen Elemente der Fibrovasalstrang stärker geworden ist, und wie nicht bloß seine Gefäße, sondern auch die als Scheide das Ganze umgebenden Bastzellen *b* sehr stark verdickte Membranen bekommen haben, während im Zustande *A* dieselben Zellen *b* noch ganz dünnwandig sind. Die Stärkekörnchen, die wir hier in den Zellen der Stärkescheide *s* liegen sehen, sind das Material, aus welchem jene Zellwandverdickungen geschaffen werden; darum ist auch in dem

Zustande *B* die Stärkescheide verschwunden, d. h. die betreffenden angrenzenden Zellen des Grundgewebes haben ihren Stärkeinhalt verloren.

Auch hinsichtlich der Function des Siebtheiles, der bis in die jüngste Zeit als die Wanderungsbahn der Eiweißstoffe in der Pflanze erklärt wurde, habe ich kürzlich Untersuchungen durch meinen Schüler BLASS anstellen lassen, die zu der obigen neuen Deutung als eiweißspeichernde Reservestoffbehälter für das Bedürfniss der bildungsthätigen Cambiumschicht berechtigen. Ich verwies schon oben S. 184 auf die wichtigsten Gründe gegen eine Leitung von Eiweißstoffen in den Siebröhren in der Längsrichtung und für eine Aufspeicherung dieser Stoffe in denselben, soweit sie aus der Natur der Siebröhren und aus ihrem anatomischen Auftreten sich ergeben, wobei das Hauptgewicht zu legen ist auf die Stellung des Siebtheiles unmittelbar vor dem Cambium und darauf, dass echte Siebröhren nur da vorkommen, wo ein eigentlicher Holzring, dessen Heranwachsen einige Zeit in Anspruch nimmt, gebildet werden soll (bei Coniferen und Dicotylen), während bei allen Pflanzen, wo dies nicht der Fall ist (die Monocotylen und vorzüglich die Wasserpflanzen) die an Stelle der Siebröhren stehenden Elemente nur wenig von dem charakteristischen Inhalt jener Organe aufweisen oder sich inhaltlich sogar von dem allgemeinen Grundparenchym nicht unterscheiden, so dass hier von eigentlichen Siebröhren gar nicht mehr die Rede sein kann. In den jungen wachsenden Internodien dicotyler Sprosse, wo die Wanderung protoplasmatischer Baustoffe am lebhaftesten sein muss, sind gerade die Siebröhren noch kaum entwickelt; sie werden es erst im erwachsenen Organe, wenn die Pflanze mit der Ausbildung des Holzringes beginnt. Unterbricht man im Sommer, wo in den Zweigen der Holzpflanzen Stoffwanderungen stattfinden, die Siebtheile durch Ringelung der Zweige, so bildet sich an dem oberen Wundrande des abgeschnittenen Rindenringes, jedoch erst nach einiger Zeit, eine starke Ueberwallungswulst, während der untere Wundrand keine Ernährung erkennen lässt. Ohne Zweifel werden die plastischen Stoffe von oben, d. h. von den assimilirenden Blättern aus nach unten geleitet, und man hat mit jenem Experimente diese Stoffwanderung anschaulich zu machen gesucht. Wenn man aber das Verhalten der Siebröhren ober- und unterhalb des Ringelschnittes verfolgt, so zeigen sie in ihrem Inhalte keine wesentliche Veränderung, insbesondere keine Entleerung am unteren Wundrande, was der Fall sein müsste, wenn ihr Inhalt in Wanderung nach unten begriffen wäre. Die stärkste Erfüllung mit Eiweißstoffen in der ganzen Ausdehnung der Zweige und Stämme zeigen die Siebröhren der Holzpflanzen im Winter, wo sie nebst den Cambiformzellen je näher der Cambiumschicht desto reicher daran sind und wo auch die Cambiumzellen selbst damit reichlich versehen sind.

Die unterirdischen Ueberwinterungsorgane der Stauden sind morphologisch von sehr verschiedener Natur, was in der Morphologie näher erläutert werden wird. Was uns hier an ihnen interessirt, ist der allen gemeinschaftliche Umstand, dass ihr Parenchym eine bedeutende Entwickelung erreicht, wodurch hinlänglicher Raum zur Aufspeicherung von Reservestoffen geschaffen wird. Denn wo es eine stehenbleibende Pfahlwurzel oder ein Rübenkörper ist, da wird durch das secundäre Dickenwachsthum statt secundären Holzes saftiges unverholztes Parenchym (S. 204) zu jenem Zwecke gebildet. Oder wo Rhizome oder Knollen die Reservestoffbehälter sind, da ist das Markparenchym voluminös entwickelt, und das ganze Grundgewebe nimmt hier die Reservestoffe in sich auf (S. 207). Bei den Zwiebelpflanzen sind die Zwiebeln die Reservestoffbehälter, und zwar die zu fleischigen Schalen verdickten Niederblätter, welche wiederum durch ungewöhnliche Entwickelung ihres Grundparenchyms diese Volumenvergrößerung erreichen.

Die Reservestoffbehälter der Samen, also die Cotyledonen des Embryos und das Endosperm, werden wir nach ihrem entwickelungsgeschichtlichen und morphologischen Verhalten in der Morphologie der Phanerogamen näher kennen lernen. Auch hier sind es parenchymatische Zellen, in welchen die Reservestoffe aufbewahrt werden. Denn das Endosperm ist ein solches Gewebe, und wo Cotyledonen als Reservestoffbehälter auftreten, sind sie durch starke Entwickelung ihres Grundgewebes zu voluminösen Körpern vergrößert, während da, wo die Reservestoffe in einem stark

entwickelten Endosperm aufgespeichert sind, die Cotyledonen, wie überhaupt der ganze Embryo relativ klein sind. Das Endosperm hat überall nur die eine Function, als Speichergewebe zu dienen; sobald es bei weiter fortgeschrittener Keimung entleert ist, schrumpft es zusammen und wird unkenntlich. Wo dagegen die Reservestoffe dem Embryo und hauptsächlich den Cotyledonen anvertraut sind, macht sich ein zweifaches Verhalten der letzteren bemerkbar. Entweder haben auch sie dann nur die einzige Bestimmung, als Reservestoffbehälter zu dienen, sie bleiben dann auch bei der Keimung als dicke fleischige nicht grüne Organe mit dem Samen unterirdisch (hypogäe Cotyledonen), schrumpfen nach Abgabe ihrer Reservestoffe ein und vertrocknen, wie bei der Rosskastanie, Eichel, bei den Erbsen und Wicken, bei Tropaeolum. In den meisten Fällen aber bilden sich solche Cotyledonen, nachdem sie ihre Reservestoffe abgegeben haben, zu Assimilationsorganen aus und treten dann in Folge von Streckung des hypocotylen Stengelgliedes als ergrünende Blätter ans Licht (epigäe Cotyledonen), indem die Zellen des Grundparenchyms, die bis dahin die Reservestoffe enthielten, jetzt Chlorophyllscheiben bilden und nun wie ein echtes Mesophyll functioniren. — In Bezug auf die chemische Natur der zellhautbildenden Reservestoffe der Samen bestehen Verschiedenheiten, die jedoch für ganze Familien charakteristisch sind. Als Stärkemehl treten sie auf außer kleinen Fettmengen, die dann oft im Embryo sich finden bei Gramineen, Cyperaceen, Polygonaceen, Chenopodiaceen, Caryophyllaceen, in den Cotyledonen der meisten Papilionaceen, als fettes Oel bei Cruciferen, Papaveraceen, Euphorbiaceen, Linaceen, Compositen etc., als Amyloid, beziehendlich Reservecellulose, gewöhnlich neben mehr oder weniger fettem Oel bei Liliaceen, Iridaceen, Tropaeolaceen, Balsaminaceen, Umbelliferen etc. (S. 88), als Schleimmembranen in dem Endosperm der Papilionaceen (S. 87). Die protoplasmabildenden Reservestoffe der Samen sind größtentheils als Eiweißstoffe, in Form von Aleuronkörnern (S. 44), die also hauptsächlich aus Caseïnen bestehen, vorhanden. Doch kommen die Eiweißstoffe bei den Gramineen in zweierlei Form vor. Der Hauptheil des Endospermes, welcher das Stärkemehl enthält, hat zugleich auch den sogenannten Kleber in seinen Zellen. Dagegen findet sich in einer der Schale zunächst gelegenen Schicht von Endospermzellen kein Stärkemehl, sondern eine dichte Masse von sehr kleinen Aleuronkörnchen, mit kleinen Oeltröpfchen gemengt, weshalb die gebräuchliche Bezeichnung Kleberschicht für diese Zellschicht unzutreffend ist. Die Einschlüsse der Aleuronkörner zeigen uns übrigens an, dass noch andere Stoffe hier als Reservenahrung aufgespeichert werden, nämlich Phosphorsäure, Magnesium und Calcium in den Globoiden (S. 45). — Die Uebergabe der im Samen aufgespeicherten Reservestoffe an das Keimpflänzchen bietet in dem Falle nichts Besonderes, wo diese Stoffe schon im Embryo selbst, in den Cotyledonen liegen. Ein eigenes Verhältniss aber besteht überall da, wo diese Stoffe einem Endosperm überwiesen sind. Denn dieses ist ein nicht dem Embryo angehöriges Gewebe, gleichsam ein Rest des mütterlichen Organismus, welcher getrennt von dem letzteren den Embryo im Samen begleitet. Bei der Keimung solcher Samen scheinen Lebensthätigkeiten auch in diesen Endospermzellen ausgelöst zu werden, denn wir sehen, dass die darin niedergelegten Reservestoffe allmählich verschwinden und dem Embryo zugeleitet werden. Es bleibt indessen fraglich, ob das Endosperm noch als selbständig lebensthätiges Organ oder nicht vielmehr nur wie ein todter Vorrath von Stoffen zu betrachten ist, die durch fermentative Einwirkungen, welche von dem Embryo ausgehen, allmählich gelöst und resorbirt werden. Für eine gewisse eigene Thätigkeit des Endosperms spricht die von van Tieghem gemachte Beobachtung, dass in dem Endosperm von Ricinus das Wachsthum und die transitorische Stärkebildung, die dasselbe beim Keimen zeigt, auch dann eintritt, wenn es vom Embryo befreit worden ist, was dieser Forscher jedoch an den Endospermen anderer Pflanzen unter gleichen Umständen nicht finden konnte. Uebrigens constatirte van Tieghem an Mirabilis Jalapa, dass, wenn er das Endosperm durch ein künstliches ersetzte, was er aus einem Brei von zerriebenem Sameneiweiß derselben Pflanze oder von Buchweizen oder von Kartoffelstärke herstellte, auch darin Lösungsprocesse eintraten und die Keimpflanze dabei besser ernährt wurde, als eine solche,

die gar kein Endosperm besaß. Auch mit Embryonen von Roggen sind analoge Versuche gelungen. Jedenfalls deuten auch Organisationsverhältnisse, die zwischen Embryo und Endosperm bestehen, darauf hin, dass der erstere activ das letztere

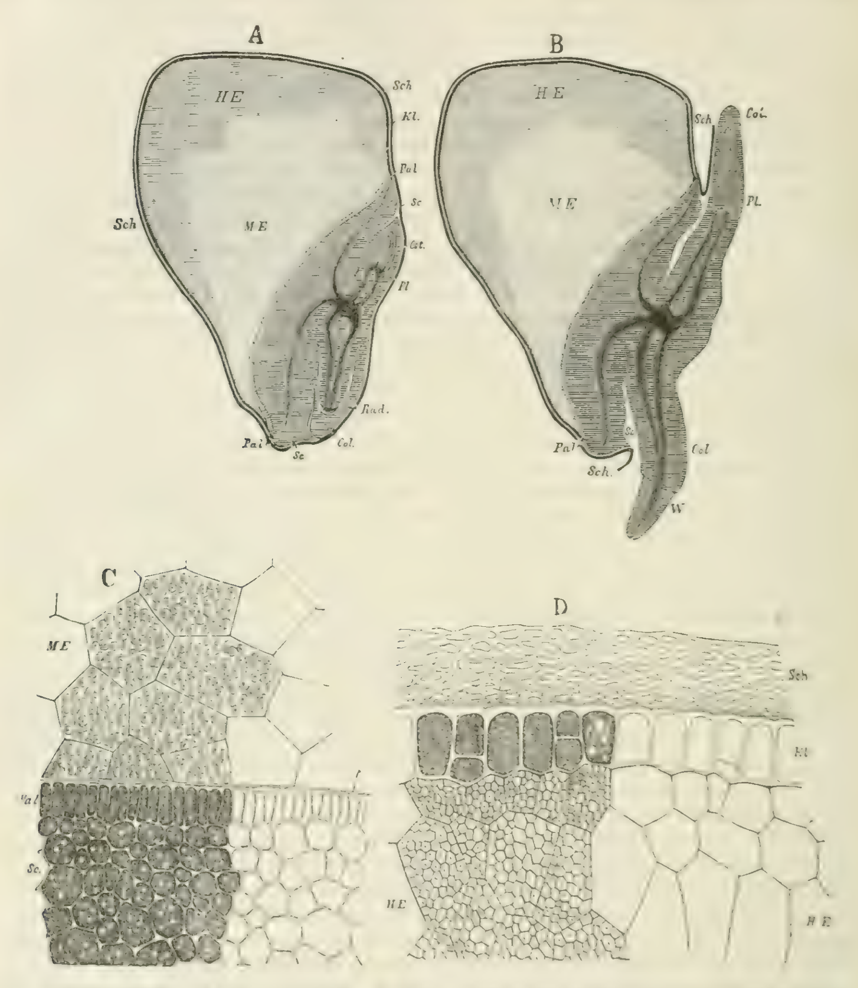


Fig. 226. Das Maiskorn, *A* im umgekeimten, *B* im keimenden Zustande, der Länge nach durchschnitten. *sch* Fruchtschale, *ME* mehliges und *HE* horniges oder glasiges Endosperm; an der rechten Seite der Embryo mit dem Saugorgan oder Schildchen *sc*; *pl* die Plumula von dem scheidenförmigen Cotyledon *cot* umgeben, *rad* das von der Coleorhiza *col* eingehüllte Würzelchen, welches bei der Keimung daraus hervorwächst (*w*); 8mal vergrößert. *C* und *D* stärker vergrößert; Durchschnitte durch das Korn, und zwar *C* an einer Stelle, wo das Schildchen *sc* mit palissadenförmig gestalteten Saugzellen *pal* an das mit Stärkekörnern erfüllte mehlige Endosperm *ME* angrenzt; *D* eine Partie des Endosperms *HE* unter der Schale *sch*, wo eine besondere Schicht von Zellen *Kl* durch ihren aus Eiweißstoffen und fettem Oel bestehenden Inhalt sich unterscheiden lässt von dem übrigen Theile des Endosperms, dessen Zellen Stärkekörner führen, hier in der Form des hornigen Endosperms, indem die Stärkekörnchen innerhalb der Zellen aneinandergepresst und verklebt sind.

aussaugt. Wie in der Morphologie näher beschrieben werden wird, liegt bei den Coniferen und den Dicotylen der Embryo meist so, dass die Cotyledonen von dem Endosperm direct umgeben sind; bei der Keimung bleiben sie solange in dem

letzteren stecken, bis dieses ganz ausgesogen ist; die gewöhnlichen Epidermiszellen der Cotyledonen, die um diese Zeit noch eine sehr dünne Cuticula besitzen, müssen also hier direct die Lösungsproducte aus dem Endosperm aufnehmen. Bei den Monocotylen sind in den endospermhaltigen Samen besondere Saugorgane, mit denen der Embryo sich dem Endosperm unmittelbar anlegt, verbreitet. Wir wählen als bekanntestes Beispiel dieses Organes das sogenannte Schildchen (scutellum) bei den Gramineen (Fig. 226 *A*). Hier liegt der Embryo seitlich am Grunde des Endosperms; er ist an seinem Rücken mit einem großen schildförmigen Anhang, dem eben genannten Schildchen versehen, welches dem Endosperm unmittelbar aufliegt. Dieses Organ ist dazu bestimmt, bei der Keimung die Reservestoffe aus dem Endosperm aufzunehmen und dem Keimling zuzuleiten. Denn während das Würzelchen und der Blattkeim aus dem Samen hervorwachsen, bleibt das Schildchen unverändert in seiner Lage im Samen an der Seite des Endosperms (Fig. 226 *B*). Das Schildchen besteht wie das Grundgewebe des Keimlinges, mit dem es zusammenhängt, aus kleinen, protoplasmareichen und mit kleinen Oeltröpfchen versehenen Parenchymzellen, es wird jedoch auch von dünnen Fibrovasalsträngen durchzogen, welche mit denjenigen des Keimlings zusammenhängen. Eine charakteristische Beschaffenheit zeigt die ganze Zellschicht, mit welcher das Schildchen dem Endosperm angrenzt: sie besteht aus palissadenförmig gestalteten und angeordneten, in ihrem Inhalte mit den übrigen Zellen des Schildchens übereinstimmenden Zellen. Sie sind es offenbar, von denen die resorbirende Wirkung auf das Endosperm ausgeht; doch lässt sich mikroskopisch nicht viel mehr von ihrer Thätigkeit erkennen. Bei der Keimung tritt in den Zellen des Schildchens reichlich transitorische Stärke auf, was wohl mit der Umsetzung des hier reservirten Oeles zusammenhängt. Dagegen ist in jenen Saugzellen keine Stärke zu finden, jedoch auch keine nachweisbare Menge von Glykose, welche in den Endospermzellen als Umsetzungsproduct der sich auflösenden Reservestärke sich bildet.

Literatur. Sachs, Keimungsgeschichte der Schminkbohne. Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. Wien 1859. pag. 57. — Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1863. — Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 374. — Gris, Ann. des sc. nat. 5. sér. T. II. pag. 107. — Van Tieghem, Daselbst. 1873. T. XVII. pag. 205 und 1876. T. IV. pag. 183. — Russow, Sitzungsber. d. Dorpater Naturforschergesellsch. 1882. pag. 350. — Godfrin, Recherches sur l'anatomie comparée des Cotyledons et de l'Albumen. Ann. des sc. nat. 6. sér. T. XIX. pag. 1. — Ebeling, Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora 1885. pag. 179. — E. Schulz, Reservestoffe in immergrünen Blättern. Flora 1888. pag. 223. — Leitgeb, Der Gehalt der Dahlia-Knollen an Asparagin und Tyrosin. Mittheil. des bot. Inst. Graz 1888. pag. 215. — Fischer, Glykose als Reservestoff der Laubhölzer. Botan. Zeitg. 1888. pag. 405. — Tangl, Endosperm der Gramineen. Botan. Centralbl. 1885. XXIII. pag. 169. — Heine, Ueber die physiologische Function der Stärkescheide. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1885. pag. 189. — Frank, Lehrbuch d. Pflanzenphysiologie. Berlin 1890. pag. 162. — Blass, Physiologische Bedeutung des Siebtheiles. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1891. XXII. pag. 253.

§ 89. V. Die Wanderungsstoffe. Bei den allereinfachsten Pflanzen, den einzelligen Kryptogamen, werden die assimilirten Stoffe und die Reservestoffe auch in derselben Zelle verbraucht; hier kann von einer Ueberführung von Stoffen aus einem Organe in ein anderes keine Rede sein. Bei den vollkommneren Pflanzen aber, deren Körper in verschiedenartige Organe gegliedert ist, müssen vielfach Pflanzenstoffe aus einem solchen nach einem anderen geschafft werden. Es scheint, dass die chemische Form, in welcher diese Wanderungen sich vollziehen, überall ziemlich übereinstimmend ist; es giebt besondere in der Pflanze auf-

tretende Stoffe, welche die specielle Aufgabe haben, diesen Transport zu vermitteln.

1. Was zunächst die Stoffwanderung an sich anlangt, so muss eine solche erstens überall da stattfinden, wo die Assimilation der kohlenstoff- und stickstoffhaltigen Nährstoffe auf bestimmte Organe beschränkt ist, weil von dort aus die assimilirten Stoffe nach den mancherlei Verbrauchsorten geschafft werden müssen. Bei diesem Transport der Assimilationsproducte ist der einfachste Fall der, wo in grünen Blättern Kohlensäure assimilirt wird und die im Mesophyll gebildete Assimilationsstärke von dort auswandert. Sie ist das zellhautbildende Material, welches an den verschiedensten Orten in der Pflanze gebraucht wird. Wenn es durch Vermittelung der Blattrippen und des Blattstieles nach dem Stengel geleitet worden ist, muss es hier theils den Weg nach oben einschlagen, wenigstens da, wo eine im Wachsen fortfahrende Stengelspitze vorhanden ist oder wo Blüthen, Früchte und Samen gebildet werden sollen, denn namentlich die Samen beanspruchen viel zellstoffbildendes Material, um es als Reservestoffe in sich aufzunehmen, wie wir im vorigen § gesehen haben; außerdem wird auch von den Obstfrüchten viel stickstofffreies Material gebraucht zum Wachsen dieser Organe sowie zur Bildung des Zuckers und der Pflanzensäuren. Zwar enthalten manche Früchte Chlorophyll und vermögen daher selbst zu assimiliren. Doch ist noch nichts darüber bekannt, dass diese sich allein ihren ganzen Kohlenstoffbedarf erzeugen können. Sicher bilden sie sich aber auch aus, wenn sie verdunkelt werden, und die assimilirenden Blätter sich im Lichte befinden und ihnen Assimilate zuführen. Ein gewisses Quantum zellhautbildender Stoffe muss auch nach unten transportirt werden, um das Baumaterial für das Wurzelsystem zu liefern, und bei den Stauden überdies noch, um die in Form von Stärkemehl, Rohrzucker oder Inulin sich ablagernden Reservestoffe in den unterirdischen Theilen zu bilden. Besonders müssen bei den Bäumen viel Kohlenhydrate von den Blättern aus nach abwärts geleitet werden, weil hier nicht bloß die Wurzeln, sondern auch die Cambiumschicht in Stamm und Aesten für das secundäre Dickenwachsthum, also für die Holzbildung das erforderliche Material bedürfen und außerdem die winterliche Reservestärke in den Parenchymzellen des Holzkörpers in der ganzen Ausdehnung der Wurzeln, des Stammes und seiner Verzweigungen jeden Sommer abgelagert werden muss. Berücksichtigen wir alle hier angedeuteten Wanderungsrichtungen, so ist es klar, dass man die Translocation der Assimilationsproducte, selbst wenn man sich nur auf die stickstofffreien Stoffe beschränkt, nicht allgemein zutreffend als einen „absteigenden Saftstrom“, wie es früher kurzweg geschah, charakterisiren kann. Nur die Auswanderung aus den Blättern ist allgemein zutreffend; ob und wieviel stickstofffreie Assimilationsproducte aber im Stengel nach oben oder nach unten wandern, wird von den jeweiligen Bedürfnissen abhängen. Wieder anders gestaltet sich die Wanderung des stickstofffreien Materials bei den phanerogamen Parasiten, welche kohlenstoffhaltige Assimilate schon als solche aus der Nährpflanze beziehen.

und bei denjenigen Phanerogamen, welche mit ihren unterirdischen Theilen aus dem Humus kohlenstoffhaltige organische Nahrung erwerben und die betreffenden Stoffe ebenfalls in der Richtung nach oben wandern lassen. Gehen wir aber der Wanderung der stickstoffhaltigen Assimilationsproducte, also der protoplasmabildenden Stoffe in der Pflanze auf die Spur, so dürfte hier von einem absteigenden Strome nur mit noch größerer Beschränkung geredet werden können. Nach dem, was wir oben von der Assimilation der Salpetersäure (S. 558) kennen gelernt haben, ist die bisherige Auffassung, wonach die Nitrate bis in die grünen Blätter wandern müssten, um assimilirt und von dort aus mit dem absteigenden Strom über die Pflanze verbreitet zu werden, mindestens sehr einzuschränken. Denn wir haben Pflanzen kennen gelernt, bei denen die Nitrate nicht oder wenig über die Saugwurzeln hinaus kommen, also schon dort zu organischen Stickstoffverbindungen verarbeitet werden, und wieder andere Pflanzen, bei denen das ganze Grundparenchym mit Nitraten sich erfüllt und zuletzt wahrscheinlich in jeder nitrathaltigen Zelle selbst die Assimilation des Salpeterstickstoffes erfolgt, und wo allerdings dasjenige Quantum, welches bis in das Blattparenchym geführt worden ist, nach erfolgter Assimilation dem aus dem Blatte rückkehrenden Nahrungsstrome sich anschließen muss. Soweit die Assimilation des elementaren Luftstickstoffes (S. 577) im grünen Blatte erfolgen sollte, würden natürlich auch diese Assimilate ebenfalls mit dem rückwandernden Strome gehen müssen. Dagegen geschieht der Transport derjenigen stickstoffhaltigen Assimilationsproducte, welche von parasitischen Phanerogamen aus der Nährpflanze entlehnt werden (S. 519), oder welche von Mykorhizen wie es scheint aus dem Humus bereitet und der Pflanze übergeben werden (S. 565), in aufsteigender Richtung.

Eine sehr lebhafte Stoffbewegung findet statt bei der **Auswanderung der Reservestoffe.** Die im ruhenden Samen, sowie die zur Winterszeit in den Wurzeln, Rhizomen, Knollen und Zwiebeln der Stauden und in den knospentragenden Zweigen der Holzpflanzen aufgespeicherten Reservestoffe liefern das Material für den Aufbau der beim Keimen jener Organe in oft kurzer Zeit entstehenden Triebe, Blätter oder Blüthensprosse; sie wandern also entsprechend schnell in diese neuen Organe ein. Dasjenige Stärkemehl, welches in den Parenchymzellen des Holzkörpers der Baumstämme und deren Aeste, sowie deren Wurzeln im Winter reservirt liegt, wird größtentheils an Ort und Stelle für die erste Anlage des neuen Holzjahresringes gebraucht und wandert auf dem kürzesten Wege durch die Markstrahlen nach dem Cambium, wohin andererseits auch die im davorliegenden Siebtheile deponirten Eiweißstoffe das erforderliche stickstoffhaltige Material liefern. Ein Theil der gelösten Winterstärke des Holzkörpers wird allerdings in dem Blutungssafte im Frühling mit emporgeführt, wie der Zuckergehalt dieses Saftes beweist (S. 329), und kommt wohl den austreibenden Knospen zugute.

Eine dritte besondere Gelegenheit zu Stoffwanderungen liegt vor bei der **Entleerung functionslos werdender Organe.** Bei allen

höheren Pflanzen hören zu gewissen Zeiten manche Organe auf zu functioniren, sie nützen dann der Pflanze nichts mehr, und es ist ein allgemeines Gesetz, dass die Pflanze sich solcher Organe entledigt, sie lässt sie absterben und wirft sie ab. So verlieren die Laubbäume in jedem Herbste ihre Blätter, die perennirenden Kräuter lassen die ganzen oberirdischen Theile vor Beginn des Winters absterben und erhalten sich nur in ihren unterirdischen Theilen. Auch gehört hierher das endliche Absterben der ganzen einjährigen Pflanze, von welcher nur die Samen lebend zurückgelassen werden. Ein ebenso allgemeines Gesetz ist es aber, dass die Pflanze in allen solchen Fällen aus den betreffenden Theilen vorher möglichst alle verwerthbaren Substanzen wieder zurücknimmt, um sie also nicht verloren gehen zu lassen, sondern für andere Zwecke wieder benutzen zu können. Die vorherige Entleerung dieser Organe kündigt sich schon durch das Gelbwerden und die anderen Verfärbungen an, welche an dem Herbstlaub, sowie an dem reifen Stroh zur Zeit der Samenreife eintreten. Es werden nämlich die Chlorophyllscheiben resorbirt und das werthvolle stickstoffhaltige Material derselben aus den Zellen fortgeführt, wobei in den letzteren nur gelbe Tropfen von Xanthophyll sichtbar zurückbleiben. Auch der größte Theil des Protoplasmas verschwindet aus den Zellen dieser Organe, desgleichen die etwa vorhanden gewesenen Stärkekörner. Auch Aschebestandtheile, zumal solche, die für die Pflanze besonders werthvoll sind, nämlich der größte Theil des Kaliums und der Phosphorsäure, wandern aus diesen Organen in die lebenden Theile der Pflanze zurück, während die festen Zellhäute der Gewebe und was sonst leicht wieder zu ersetzen ist, wie Kieselsäure und Kalk, mit preisgegeben werden. Alles dies lässt sich durch die chemische Analyse dieser Organe, die dabei auch an Trockengewicht verlieren, nachweisen. Dieselbe Erscheinung zeigt sich an solchen Pflanzentheilen, welche vorzeitig wegen ungünstiger Lebensbedingungen zu Grunde gehen, z. B. grüne Blätter, wenn man dieselben verdunkelt, oder wenn bei Mangel an Stickstoff, Kali oder anderen unentbehrlichen Nährstoffen die ältesten Blätter einer Pflanze entleert werden, um ihren Besitz an jenen Stoffen für das Wachsen der Triebspitze abzugeben. Die Ablösung der Baumblätter im Herbste wird dadurch vorbereitet, dass schon vorher an der Basis des Blattstieles quer durch die ganze Dicke desselben eine Trennungsschicht entsteht, die meist aus leicht zerreißenden korkartigen Zellen gebildet ist; an dieser Stelle bricht dann der Blattstiel von selbst ab.

2. Ueber die **Wanderungsbahn** und die **Wanderungsstoffe** muss gleichzeitig gehandelt werden, da diejenigen Gewebe, in denen die Wanderung stattfindet, eben durch die Erfüllung mit den besonderen Stoffen, die das auf Wanderung begriffene Material darstellen, charakterisirt sind. Aus den unten zu erwähnenden Ringelungsversuchen hatten die alten Physiologen eine irrige Lehre von der Saftcirculation in den Pflanzen gewonnen, wonach der im Innern der Pflanze aufsteigende rohe Saft in den Blättern zu dem Bildungssafte umgearbeitet und dann als

solcher in der Rinde herabgeleitet werde. MOHL sah die Siebröhren und die langgestreckten Zellen des Weichbastes als die Organe an, in denen dieser Bildungssaft abwärts wandert, und die von HANSTEIN angestellten Ringelungsversuche schienen damit im Einklang zu stehen. SACHS war der Erste, welcher auf Grund seiner mikrochemischen Methoden an Stelle des unbestimmten Bildungssaftes bestimmte plastische Stoffe setzte, welche in der Pflanze in Wanderung begriffen sind. Allein wenn man zusammenhängende Gewebezüge in der Pflanze mit gewissen Stoffen erfüllt findet, so ist dies allein noch kein Beweis, dass diese letzteren hier auf Wanderung in der Richtung jener Gewebezüge begriffen sind. Diese unberechtigte Schlussfolgerung hatte zu der von SACHS aufgestellten und bis in die neueste Zeit vorgetragenen Lehre Veranlassung gegeben, dass die Kohlenhydrate einerseits und die Eiweißstoffe andererseits in zwei getrennten Bahnen nebeneinander wandern, und zwar jene in der Stärkescheide, diese in den Siebröhren. Ich habe bereits oben S. 602 auseinandergesetzt, dass die Gründe, welche man für diese Annahme beibrachte, durchaus hinfällig sind, dass im Gegentheil schwerer wiegende Gründe dafür vorhanden sind, dass die in der Stärkescheide steckenden Stärkekörner und die in den Siebröhren eingeschlossenen Eiweißmassen in Ruhe liegen, als Reservematerial für die in ihrer nächsten Nähe sich vorbereitenden Gewebebildungen. Als die eigentliche Wanderungsbahn aber, also als das typische Stoffleitungsgewebe giebt sich vielmehr allgemein das Parenchym des Grundgewebes und bei Organen mit secundärem Dickenwachsthum die secundäre Rinde, welche hier jenes vertritt, zu erkennen. Denn wenn man von der Stärkescheide und den Siebröhren absieht, so bleibt kein anderes allgemein vorhandenes, für Stoffleitungen in Betracht kommendes Gewebe übrig als jenes. Thatsächlich lässt sich auch in diesen Parenchymzellen allgemein zur Zeit, wo Stoffwanderungen stattfinden müssen, auf mikrochemischem Wege reducirender Zucker, also wohl hauptsächlich Traubenzucker, und Amide nachweisen; und zwar sind beiderlei Verbindungen in denselben Zellen vereinigt. Wir haben also vorwiegend Traubenzucker (Glykose) als die Wanderungsform der stickstofffreien, Amide als diejenige der stickstoffhaltigen Baustoffe zu betrachten, und ihre Wanderung im Allgemeinen nicht in getrennten Bahnen anzunehmen. Die Richtung und die Schnelligkeit der Wanderung eines jeden dieser beiden Stoffe in einer und derselben Zellreihe wird nach diosmotischen Gesetzen sich regeln, wobei wohl hauptsächlich die Verbrauchsverhältnisse am Zielpunkte der Wanderung entscheidend sein dürften. Dass auch in der Stärkescheide und in den Siebröhren Zucker, beziehendlich Amide, in der Längsrichtung geleitet werden, wäre damit nicht ausgeschlossen, wiewohl dies bei diesen Organen, da sie wesentlich anderen Zwecken dienen, nur unbedeutend sein könnte. Dass die Zellen des Grundgewebes gerade für diosmotische Stoffwanderungen besonders zweckmäßig beschaffen sind, ist schon in der Anatomie S. 206 hervorgehoben worden. Und zweckmäßig muss es ebenfalls erscheinen, dass gerade Zucker und Amide als Wanderungsstoffe

functioniren, denn sie sind wegen leichter Löslichkeit in Wasser und großer diosmotischer Beweglichkeit hierzu ganz besonders geeignet.

Es liegt auf der Hand, dass, wenn aus Assimilationsproducten oder aus Reservestoffen Wanderungsstoffe entstehen sollen, sowie umgekehrt, wenn die letzteren am Ziele ihrer Wanderung zu Baustoffen oder Reservestoffen oder zu Secreten und dergl. werden sollen, dabei nothwendig Stoffumwandlungen erfolgen müssen. Die in den Chlorophyllkörpern entstandene Assimilationsstärke muss sich in Glykose verwandeln, um von dort auswandern zu können. Dieselbe Umsetzung erfolgt mit allen stickstofffreien Reservestoffen; mögen dieselben als Stärkemehl, als Inulin, als Rohrzucker, als Amyloid oder Reservecellulose abgelagert sein, immer verwandeln sich diese Kohlenhydrate bei ihrer Auswanderung in Traubenzucker; ja sogar wenn fettes Oel den Reservestoff darstellt, wird dieses gelöst und in Traubenzucker oder Stärke verwandelt. Umgekehrt gehen aus dem in die Reservestoffbehälter einwandernden Traubenzucker alle eben genannten verschiedenen stickstofffreien Reservestoffe hervor. Und wo dieser Zucker in neuzubildende Organe oder Gewebe einwandert, wandelt er sich in Cellulose um, aus welcher die Zellhäute dieser Neubildungen hergestellt werden. Die Auflösung der bis dahin festen Stärkekörner, also ihre Ueberführung in den löslichen Traubenzucker setzt das Inkrafttreten eines Fermentes voraus, in diesem Falle also eines stärkelösenden Fermentes, welches unter dem Namen Diastase bekannt und in allen Pflanzentheilen, wo diese Stoffumwandlung erfolgt, nachgewiesen ist. Auch sind Fermente zu erwarten, wenn auch noch nicht nachgewiesen, wo Amyloid oder Reservecellulose, desgleichen da, wo fettes Oel in lösliche Wanderungsstoffe umgesetzt wird. Bei diesen Stoffumwandlungen ist es auch eine allgemeine Erscheinung, dass in den Zellen, in welchen der eingewanderte Traubenzucker seiner jeweiligen Bestimmung gemäß umgewandelt wird, es zu einer sogenannten transitorischen Stärkebildung kommt (S. 54); d. h. es scheiden sich in einer gewissen Periode im Protoplasma viele sehr kleine Stärkekörnchen aus, die dann bald wieder aufgelöst werden. Es wird also ein Theil des als Zucker einwandernden Kohlenhydrats vorübergehend in Form von Stärke niedergeschlagen, wandelt sich dann aber wieder zurück, um auch mit zu dem definitiven Producte verwendet zu werden. In den noch im Wachsen begriffenen Zellen fast aller wachsenden Organe ist diese transitorische Stärkebildung zu sehen, desgleichen in den Zellen solcher Reservestoffbehälter, in denen fettes Oel, Inulin, Amyloid oder Reservecellulose aufgespeichert werden sollen, zur Zeit, wo die Einwanderung des Traubenzuckers erfolgt; gewöhnlich auch ebenso wieder, wenn diese Reservestoffe aufgelöst werden und ihre Auswanderung beginnen. — Was die stickstoffhaltigen Wanderungsstoffe anlangt, so haben wir als solche die Amide bezeichnet. Es wurde oben als wahrscheinlich hingestellt, dass die Assimilationsproducte der Salpetersäure, des elementaren Stickstoffes, sowie der organischen stickstoffhaltigen Nährstoffe Amide sein möchten. Wenn aus diesen in Wanderung gehenden Verbindungen schließlich protoplasmabildende Baustoffe in den wachsenden Organen und stick-

stoffhaltige Reservestoffe, also besonders Aleuronkörner und Protoplasma, entstehen sollen, so muss eine Umbildung der Amide in Eiweißstoff erfolgen; es kann dies nur geschehen, wenn gleichzeitig stickstofffreies Material, also etwa ein Kohlenhydrat, sowie eine Schwefel- und Phosphorverbindung mit Verwendung finden. Ebenso verwandeln sich die als Eiweißstoffe niedergelegten Reservestoffe in den Samen beim Keimen in Amide, um in dieser Form in die austreibenden jungen Organe einzuwandern, wo sie unter Verbrauch von Kohlenhydraten wieder zu Eiweißstoffen regenerirt werden, wie durch PFEFFER's unten zu erläuternde Versuche nachgewiesen worden ist.

Ueber die Ursache der Stoffwanderungen können wir uns noch keine befriedigende Rechenschaft geben. Dass sie auf diosmotischem Wege erfolgen, ist nicht zu bezweifeln. Aber was über Richtung und Ziel der Bewegung entscheidet, ist noch in Dunkel gehüllt. Davon ist nichts zu erkennen, dass in der Structur der Leitungszellen die Wanderungsrichtung vorgeschrieben sei, etwa dergestalt, dass größere Widerstände der Bewegung nach der einen als nach der anderen Richtung entgegenständen. Thatsächlich kann ja, wie im Vorhergehenden angedeutet wurde, die Bewegungsrichtung in denselben Geweben zu bestimmten Zeiten wechseln; ja selbst zu außergewöhnlicher Zeit. So kann an Holzpflanzen, wenn z. B. durch Entblättern ein nochmaliges Austreiben von Knospen bewirkt wird oder auch wenn sonstige außergewöhnliche Neubildungen hervorgerufen werden, eine Stärkewanderung der im Holzkörper aufgespeicherten Reservestoffe schon im Sommer erfolgen. Und so gewinnt man noch in vielen anderen Fällen den Eindruck, als wenn ein entstandenes Bedürfniss und ein factischer Verbrauch am Zielpunkte der Bewegung die bedingende Ursache der letzteren sei.

Zum Nachweis der Stoffwanderung in den Stammorganen der Holzpflanzen legte man seit alten Zeiten den Ringelungsversuchen eine entscheidende Bedeutung bei. Wenn dem Stengel einer gewöhnlichen dicotylen Pflanze ein Rindenring entnommen wird, so entwickelt sich an dem unteren Ende des über der Ringelwunde befindlichen Stengelstückes nach einiger Zeit eine immer auffallender werdende callöse Anschwellung und, wenn der abgeschnittene Stengel dabei in Wasser stand (in umstehender Figur 227 bis *hh*), reichlich und bis zu ansehnlicher Länge Wurzeln (*w*), wobei die Knospen, die an dem oberen Ende des Stengels (der in der Figur nicht dargestellt ist) sitzen, zu beblätterten Trieben auswachsen. Der unter der Ringelung befindliche Wundrand zeigt dagegen kein Dickenwachsthum, und an diesem Stück erscheinen auch keine oder wenige Wurzeln und die Knospe *k* kommt nicht zu normalem Austrieb. Ebenso fand HANSTEIN, dass, wenn man das obere Ende eines Zweiges oder einen Blüthen- oder jungen Fruchtstand von Sambucus nigra oder Acer pseudoplatanus abringelt und an dem über der Ringelung befindlichen Theile kein Blatt sich befindet, auch diese Theile ihre Entwickelung bald einstellen. Dagegen erzielte HANSTEIN diese Zurückhaltung des Bildungssaftes durch die Ringelung nicht, wenn er Stengel von Monocotylen, wo die Fibrovasalstränge zerstreut im ganzen Grundparenchym stehen, oder solche von Piperaceen, Nyctagineen, Solanaceen, Cucurbitaceen, Asclepiadeen und anderen Dicotylen verwendete, welche markständige Gefäßbündel oder bicollaterale Bündel d. h. auf der Markseite Siebtheile besitzen. SACHS hat nun diesen Versuchen eine zu seiner Annahme getrennter Wanderungsbahnen der Kohlenhydrate und Eiweißstoffe passende Deutung gegeben, nämlich dass die Ringelung der Rinde nur dort den oben beschriebenen Erfolg haben könne, wo

dadurch sämmtliche Siebtheile unterbrochen werden, d. h. wo nur in der Rinde dergleichen vorhanden sind, weil Eiweißstoffe zu allem Wachsthum unentbehrlich sind und die Unterbrechung der Zuleitung derselben das Wachsthum verhindern muss, auch wenn Kohlenhydrate ungehindert durch die Ringelstellen sollten wandern können. Es hat wenig Irrlehren in der Physiologie gegeben, welche auf so vielen falschen Voraussetzungen aufgebaut waren, wie die vorstehende. Es ist hier erstens ganz übersehen worden, dass die Bildung von Callus und Wurzeln am organisch unteren Ende und die Entwickelung von Knospen am organisch oberen eine an jedem isolirten Stengelstück zum Ausdruck kommende Eigenschaft der Stengel ist, die einzig und allein in ihrer polaren inneren Organisation (S. 408), aber nicht in einem absteigenden Nahrungsstrome begründet ist. Die Annahme einer Abwärtswanderung plastischen stickstoffhaltigen Materiales, also von Eiweißstoffen, entbehrt jeden Nachweises und erscheint wenigstens in denjenigen thatsächlich bestehenden Fällen unnöthig, wo Salpetersäure bereits in Wurzeln oder Stengeln zu organischem Material assimilirt wird, desgleichen da, wo stickstoffhaltige Nahrung schon in Form von organischen Verbindungen von den Wurzeln aufgenommen wird. Wenn man bei den Pflanzen mit zerstreut stehenden Fibrovasalsträngen oder mit markständigen Bündeln oder Siebtheilen den abweichenden Erfolg der Rindenringelung den stehengebliebenen Siebröhren zuschrieb, so hat man dabei ganz außer Acht gelassen, dass gerade in allen solchen Stengeln das Grundgewebe beziehendlich Mark in voller Erhaltung sich befindet und aus saftreichen Zellen besteht, welche Zucker und Amide leiten können, während allerdings bei den dicotylen Stengeln ohne markständige Bündel das Mark meist todt, also das Rindenparenchym allein leitungsfähig ist.

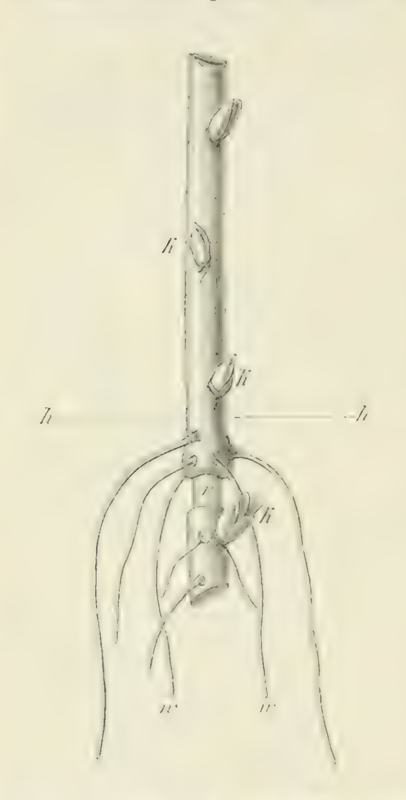


Fig. 227. Unteres Ende eines abgeschnittenen Weidenzweiges mit dem Erfolge der Ringelung. Erklärung im Texte. Nach PFEFFER.

Die Erfüllung des Grundgewebes mit Traubenzucker und Amiden (Asparagin) ist in besonders hohem Grade an den jungen wachsenden Sprossen zu constatiren, mögen sie aus keimenden Samen oder Knollen oder Zwiebeln, oder aus den Knospen der Bäume hervorgehen, wie sich dies aus dem hier erfolgenden schnellen Umsatz der Reservestoffe in Baustoffe erklärt. Es ist dies sowohl mittelst der mikrochemischen Methoden (S. 63 u. 65) als auch auf makrochemischem Wege möglich. In der That gehören diese Organe in dieser Periode zu den an Amiden reichsten Pflanzentheilen; es braucht nur erinnert zu werden an die Sprosse des Spargels, an die jungen Kartoffeltriebe, an die Keimstengel der Leguminosen etc. Es ist von Bedeutung, dass gerade in diesen jungen wachsenden Trieben, wo die Einwanderung stickstoffhaltigen Materiales am lebhaftesten sein muss, die Siebtheile der Gefäßbündel meist noch gar nicht fertig ausgebildet sind, also an der Stoffwanderung überhaupt noch keinen Antheil haben können. Aber auch in erwachsenen Pflanzentheilen, in denen Stoffwanderungen erfolgen, lassen sich Traubenzucker und Asparagin nachweisen, allerdings in geringeren Mengen, was eben mit der viel langsameren, meist

über einen großen Theil des Sommers sich hinziehenden Wanderung der Assimilationsproducte zusammenhängt. Insbesondere ist Asparagin in den erwachsenen Blättern und Stengeln, ferner in den Fruchtstielen, sowie im Funiculus, durch den ja alle plastischen Stoffe nach dem sich ausbildenden Samen geleitet werden müssen, und zwar in den Grundparenchymzellen dieser Organe auffindbar. Uebrigens ist bei solchen Samen, welche frühzeitig von den Fruchtgeweben umwachsen werden, kein Funiculus vorhanden; sie erhalten die plastischen Stoffe wahrscheinlich von allen Seiten zugeführt.

Von den mit der Auswanderung der Reservestoffe der Samen verbundenen Stoffumwandlungen mögen hier einige Analysen ungekeimter Samen und daraus im Dunkeln und ohne Nährstoffzufuhr entstandener Keimpflanzen eine Vorstellung geben. Sie stehen im Einklange mit den oben erwähnten mikrochemischen Veränderungen, die sich bei der Keimung beobachten lassen.

a. Stärkehaltige Samen. Nach Boussingault enthielten

	22 Maiskörner	22 daraus entstandene 20 Tage alte Keimpflanzen
	g	g
Stärkemehl	6,386	0,777
Glykose	0	0,953
Fett	0,463	0,150
Cellulose	0,516	1,316
Stickstoffhaltige Substanz	0,880	0,880
Asche	0,156	0,156
Unbestimmte Stoffe	0,235	0,297
Sa.	8,636	4,529

b. Fetthaltige Samen. Nach Detmer enthielten:

	100 Gewichtstheile Hanfsamen	Nach 7 Tagen daraus entstandene Keimpflanzen	do. nach 10 Tagen
Fett	32,65	17,09	15,20
Zucker	0	0	0
Stärkemehl	0	8,64	4,59
Proteïnstoffe	25,06	23,99	24,50
Cellulose	16,51	16,54	18,29
Asche	4,50	4,50	4,50
Unbestimmte Stoffe	21,28	26,13	26,95
Sa.	100,00	96,89	94,03

Die Verminderung der Gesammt-Trockensubstanz ist auf den Athmungsverlust zurückzuführen. Die Zahlen zeigen auf das Deutlichste, wie da, wo Stärkemehl Reservestoff ist, dieses abnimmt und aus der verschwundenen Stärke Glykose und Cellulose sich bilden, während in den fettreichen Samen aus dem verschwundenen Fett Stärkemehl und Cellulose geworden sind. Um aus fettem Oele Kohlenhydrate zu bilden, bedarf es nothwendig der Aufnahme von Sauerstoff; eine solche ist in der That bei der Keimung ölhaltiger Samen festgestellt worden, wie wir im Abschnitte über die Athmung erwähnt haben (S. 497)

Ueber die Umsetzung der Eiweißstoffe in Amide und ihre Wiederbildung aus diesen mögen noch folgende Angaben Platz finden. Aus den vorher angeführten Zahlen über die Keimung ist der Umsatz der stickstoffhaltigen Reservestoffe nicht näher zu erkennen, wohl aber gestatten dies z. B. die nachfolgenden von SCHULZE gefundenen Zahlen. Es enthielten

	100 Gewichtstheile Lupinensamen	Nach 8 Tagen daraus entstandene Keimpflanzen	do. nach 13 Tagen
Conglutin	43,57	21,40	10,25
Albumin	1,50	3,53	1,41
Asparagin	0	9,78	18,22
Alkaloide, andere Amide und unbestimmte Stoffe	11,66	?	23,97

Diese Zahlen lassen nur die eine Deutung zu, dass aus den verschwundenen Proteïnkörpern Asparagin und andere Stickstoffkörper entstanden sind. Selbstverständlich muss bei solcher Zerspaltung der Eiweißstoffe der Schwefel derselben in eine andere Verbindung übergehen, und zwar in Schwefelsäure. Denn SCHULZE fand in der That in den Keimpflanzen von Lupinen und anderen Pflanzen eine Entstehung von Schwefelsäure, deren Menge um so mehr zunahm, je größer die Menge der gebildeten Amide war. Es muss nun angenommen werden, dass in den Vegetationspunkten der Keimstengel und Wurzeln aus dem bis dorthin gewanderten Asparagin die Eiweißstoffe regenerirt werden, um das dort entstehende Protoplasma zu erzeugen. Zu einer Bildung von Eiweißstoffen aus Amiden bedarf es aber der Mitwirkung stickstofffreier organischer Stoffe. PFEFFER hat hiermit die Thatsache in Zusammenhang gebracht, dass in den im Dunkeln sich entwickelnden Keimpflanzen der Leguminosen Asparagin sich anhäuft, sowie dass auch in Trieben und Blüthentheilen vieler anderer Pflanzen, wenn man sie im Dunkeln sich entwickeln lässt, Asparagin auftritt, wie BORODIN nachgewiesen hat. Nach PFEFFER häuft sich hier das Asparagin an, weil es nicht in normaler Weise zu Eiweißstoffen verarbeitet werden kann, indem die dazu nöthige organische Nahrung wegen des Unterbleibens der Kohlensäure-Assimilation fehlt. In der That hat PFEFFER denselben Erfolg, d. h. Anhäufung von Asparagin auch dann beobachtet, wenn er die Keimpflanzen am Lichte, aber in kohlensäurefreier Luft sich entwickeln ließ. SCHULZE hat jedoch sehr richtig eingewendet, dass die von PFEFFER gegebene Deutung nicht die einzig mögliche ist. Nach SCHULZE scheint, wenn die Pflanze sich im Kohlenstoffhunger befindet, das mangelnde stickstofffreie Material einem Theile der Eiweißstoffe entlehnt zu werden, wobei letztere wahrscheinlich in Amide, welche zurückbleiben, und in stickstofffreie Verbindungen sich spalten. Es ist nämlich gerade bei Lupinen und anderen Leguminosen im ruhenden Samen das stickstofffreie Material gering gegenüber den Eiweißstoffen, während es beim Keimen reichlicher gebildet, also doch wohl von den letzteren entlehnt wird; im Zusammenhange damit steht, dass gerade hier Amide als Zersetzungsproducte von Eiweißstoffen reichlicher auftreten, als in Keimpflanzen, deren Samen eine relativ größere Menge stickstofffreier Reservestoffe enthält. Die SCHULZE'sche Ansicht wird gestützt durch Beobachtungen NÄGELI's an Pilzen, wonach Schimmel-, Spross- und Spaltpilze sich auch ernähren, wenn ihnen keine stickstofffreien Substanzen, sondern nur Eiweißstoffe oder Peptone geboten werden, aus denen sie dann auch Zellhaut und Fette bilden. Ebenso constatirte NÄGELI, dass Pilzfäden, denen die Zufuhr weiterer organischer Nahrung abgeschnitten wird, unter Schwinden eines Theiles ihres Protoplasmas weiter wachsen, also Cellulose bilden und dabei auch Fett produciren. Wahrscheinlich findet sowohl der von PFEFFER wie der von SCHULZE angenommene Vorgang thatsächlich statt, und wohl auch in gleichzeitigem Zusammenwirken; nur lässt sich derzeit für keinen von beiden eine bestimmte Entscheidung geben.

Literatur. MOHL, Botan. Zeitg. 1855. pag. 897 und 1860. pag. 1. — TH. HARTIG, Daselbst. 1858. pag. 332. — HANSTEIN, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. II. pag. 392. — SACHS, Keimungsgeschichte der Schminkbohne. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1859. pag. 57. — Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1863. — Flora 1862. pag. 297 und 1863. pag. 32 u. 200. — Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. pag. 374. — BOUSSINGAULT, Agronomie. Paris 1868. IV. pag. 261. — REICHARDT, Landwirthsch. Versuchsstationen 1871. pag. 323. — PFEFFER, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1872. pag. 538. — Monatsber. d. Berliner Akad. 1873. pag. 780. — SCHULZE, Landwirthsch. Jahrb. 1876. pag. 830; 1878. pag. 438; 1880. pag. 21. — NÄGELI, Sitzungsber. d. bair. Akad. 3. Mai 1879. — DETMER, Physiol.-chem. Untersuchungen über die Keimung ölhaltiger Samen. Cassel 1875. — BORODIN, Botan. Zeitg. 1878. pag. 801. — BRIOSI, Botan. Zeitg. 1873. pag. 343. — VÖCHTING, Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn 1878. — DE VRIES, Landwirthsch. Jahrb. 1878. pag. 216 u. 1879. pag. 416. — Speciellere Literatur bei PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 285, 301, 328, 329, 335, 337.

B. Uebersicht der wichtigeren bekannten Pflanzenstoffe.

§ 90. Wir geben im Folgenden eine nach der chemischen Eintheilung geordnete Zusammenstellung der Pflanzenstoffe unter kurzer Angabe dessen, was über die Entstehung und die Bedeutung derselben in der Pflanze bekannt ist, oder der darüber aufgestellten Hypothesen. Soweit über diese Fragen schon in den vorhergehenden Paragraphen oder in der Zellenlehre oder Anatomie Mittheilungen gemacht worden sind, beschränken wir uns darauf, auf jene Stellen zu verweisen. Man erwarte hier aber nicht ein näheres Eingehen auf die chemische Natur dieser Stoffe, denn dieses ist Gegenstand der organischen Chemie. In physiologischer Beziehung haben viele Pflanzenstoffe bislang noch kein Interesse gewonnen; diese werden daher hier nur kurz erwähnt werden.

I. Die Kohlenhydrate.

A. Die Cellulose-Gruppe, Verbindungen von der Formel $C_6 H_{10} O_5$.

1. Cellulose, der allgemeine Baustoff der Zellhäute aller Pflanzen. Die chemischen Reactionen derselben sind S. 79 angegeben worden. Daselbst wurde auch hervorgehoben, dass gewisse Zellhäute auch abweichende Reactionen geben. Dazu gehört namentlich die Pilzcellulose, mit der im Allgemeinen auch die Zellhäute der Wurzelhaare und der Wurzelepidermis der meisten höheren Pflanzen (S. 151) übereinstimmen. Es ist nicht entschieden, ob diese abweichenden Reactionen nur durch Einlagerung anderer nicht näher bekannter Stoffe bedingt sind, oder ob sie bestimmte Modificationen von Cellulose bedeuten. Die Cellulose ist nirgends directes Assimilationsproduct, sondern entsteht immer erst in der Zelle selbst aus den zellhautbildenden Baustoffen, welche dorthin geleitet werden, was in der Regel in Form von Traubenzucker geschieht, gleichgültig ob das Material, welches diesen Stoff liefert, vorher als Stärkemehl, Rohrzucker, Inulin oder Fett vorhanden war (S. 599). Die Umwandlung

von Traubenzucker in Cellulose erfolgt chemisch unter Abspaltung eines Moleküls Wasser. Ob aber der im Zellsaft aufgelöste Traubenzucker direct in Cellulose umgewandelt wird, lässt sich nicht entscheiden. Das, was bei der Zellbildung mikroskopisch zu beobachten ist (S. 95—98), deutet auf eine Betheiligung des Protoplasmas. Ob jedoch die bei der freien Zellbildung aus dem Protoplasma sich ausscheidende junge Zellhaut oder die bei der Zelltheilung anfangs zu sehende Zellplatte gleichsam ein Umwandlungsproduct einer zunächst aus Eiweißstoffen bestehenden Schicht ist, wie man vermuthet hat, ist nicht bewiesen. Auch die von manchen Forschern vertretene Ansicht, dass Eiweißstoffe in der Zellhaut vorhanden seien (S. 80), hat man für die Entstehung der neuen Cellulosemoleküle zu verwerthen gesucht. Auf diese Gründe hin ist die wie gesagt nicht bewiesene Hypothese gegründet worden, dass die Cellulose als ein Spaltungsproduct von Eiweißkörpern entsteht. Allerdings haben wir oben Fälle kennen gelernt, wo bei Mangel an Kohlenhydraten zellhautbildendes Material von den Eiweißstoffen des Protoplasmas entlehnt wird (S. 616).

Die normal gebildete Cellulose wird nicht wieder umgewandelt. Die Zellhäute behält die Pflanze bis zum Tode. Eine Ausnahme macht nur die Wiederauflösung von Zellhäuten bei der Bildung der Gefäße (S. 178), der lysigenen Secretbehälter (S. 217) und bei ähnlichen Fällen. Ueber den chemischen Vorgang hierbei ist noch nichts Näheres bekannt. Eine Metamorphose der Cellulose in Gummi oder Pflanzenschleim liegt vor bei der Bildung des Traganthgummis im Mark und in den Markstrahlen gewisser Astragalus-Arten, des arabischen Gummis bei Acacia-Arten und des Kirschgummis in der Rinde und im Holze der Amygdalaceen. Die chemischen Ursachen dieser Umwandlung sind unbekannt; da bei dieser Desorganisation die äußeren Schichten der Zellmembranen den Anfang zu machen pflegen, so ist eine Wirkung des Protoplasmas hierbei nicht sehr wahrscheinlich. Auch bei der Bildung des Harzes (S. 217) findet vielfach eine Umwandlung von Zellmembranen statt.

Einer regelmäßigen Wiederauflösung unterliegen aber gewisse Modificationen der Cellulose, die als Reservestoffe in den Samen aufgespeichert werden, die Reservecellulose und das Amyloid (S. 87), indem sie bei der Keimung der Samen resorbirt und in Traubenzucker umgewandelt werden, welcher wieder als zellhautbildendes Material für die neuen Organe functionirt.

Die chemischen Veränderungen bei der Verholzung der Zellhäute sind noch ungenau bekannt. Jedenfalls besteht, wie schon S. 83—84 erläutert wurde, eine verholzte Zellmembran nicht aus reiner Cellulose, aber sie enthält solche neben gewissen neuen Verbindungen. Es ist unbekannt, ob die letzteren Metamorphosen ursprünglich vorhandener Cellulose oder neu hinzugetretene Verbindungen sind. Nach Schulze ist neben Cellulose ein Körper vorhanden, den er Holzstoff, Lignin oder Xylogen nannte. Derselbe lässt sich durch oxydirende Mittel (Salpetersäure und chlorsaures Kali) entfernen, wobei Cellulose zurückbleibt und die Zellhaut ihre Structur beibehält, so dass beide Körper in inniger Mischung in der Membran vorhanden sein müssen. Die Holzzellen der verschiedenen Pflanzen enthalten diesen

Körper in ungleichen Mengen; in den harten Hölzern ist mehr Lignin und weniger Cellulose als in den weichen Hölzern vorhanden. Das Lignin gehört nicht zu den Kohlenhydraten, denn es ist kohlenstoffreicher und sauerstoffärmer als Cellulose. FREMY trennte beide Körper, indem er umgekehrt die Cellulose durch Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak entfernte; das zurückbleibende Product nannte er Vasculose. Eine andere Auffassung hatte ERDMANN, welcher nur eine organische Verbindung in den verholzten Zellhäuten annahm, die Glykolignose, ein Glykosid, welches sich in Traubenzucker und eine neue Verbindung, die er Lignose nannte, spalten lässt. In der neueren Zeit ist man immer mehr zu der Ansicht gelangt, dass in den verholzten Membranen verschiedenartige Verbindungen vereinigt sein müssen, da man erkannt hat, dass gewisse specifische Reactionen dieser Membranen durch das Coniferin und durch dessen Spaltungsproduct, das Vanillin, bedingt sind, worüber in der Zellenlehre S. 84 näheres gesagt ist. — THOMSEN hat mit dem Namen Holzgummi eine Substanz belegt, welche durch Natronlauge aus dem Holze ausziehbar ist. Die elementare Zusammensetzung dieses Stoffes entspricht der Formel der Cellulose, auch reagirt er wie letztere gegen Jod; deshalb und nach den von WIELER angegebenen Gründen dürfte dieser Körper und Cellulose ein und dasselbe chemische Individuum in allotropen Modificationen sein, die beide in den verholzten Zellhäuten vorhanden sein können.

Ueber Verkorkung und Cuticularisirung s. S. 638.

Literatur. F. SCHULZE, Beiträge z. Kenntniss des Lignins. Rostock 1856. — ERDMANN, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 138. pag. 1 u. Suppl. 5. pag. 223. — FREMY und URBAIN, Compt. rend. Bd. 93. pag. 926. — Ann. agronom. IX. 1883. pag. 529. — SCHUPPE, Beiträge zur Chemie des Holzgewebes. Dorpat 1882. — THOMSEN, Journ. f. prakt. Chemie. Neue Folge 19. 1879. pag. 146. — WIELER, Analysen der Jungholzregion. Landwirthsch. Versuchsstationen. 1885. pag. 307. — Außerdem die S. 92 angeführte Literatur.

2. Stärkemehl, Amylum. Dieses stets in Form organisirter Körner in den Zellen auftretende, allen Pflanzen mit Ausnahme der Pilze eigene Kohlenhydrat ist auch nach seinen Reactionen bereits S. 55 beschrieben worden. Daselbst ist auch das Nöthige über die chemische Natur der mit Jod rothbraun sich färbenden Stärkekörner, und S. 57 über die die Stärke vertretenden verwandten Kohlenhydrate bei gewissen Kryptogamen gesagt worden. Das Stärkemehl hat verschiedene physiologische Bedeutung in der Pflanze. In den Chlorophyllkörpern erscheint die Assimilationsstärke als Product der Assimilation von Kohlensäure und Wasser; die Frage, wie dieselbe hier entsteht, ist S. 545 discutirt worden. Als Reservestärke tritt sie in den Reservestoffbehältern vieler Samen und vieler vegetativer Organe in großer Menge auf (S. 599); sie wird hier überall aus zugeleiteter Glykose erzeugt, was chemisch unter Abspaltung eines Molecüls Wasser geschieht. In der Form der transitorischen Stärke kommt sie besonders in wachsenden Zellen in sehr kleinkörniger Form vor und ist hier vorübergehendes Product bei der Umwandlung eines Kohlenhydrates (Glykose) in ein anderes (Cellulose). Darüber, dass die Entstehung der Stärkekörner überall an das Protoplasma gebunden ist, und über die Frage der Betheiligung besonderer Stärkebildner hierbei ist S. 51 nachzulesen. Da das Stärkemehl nirgends Endproduct des Stoffwechsels, sondern dazu bestimmt ist, zu gewisser Zeit wieder aufgelöst und verwerthet zu werden, so ist auch die Auflösung der Stärkekörner in der Pflanze eine allgemeine Erscheinung.

Sie erfolgt unter der Einwirkung stärkelösender Fermente (S. 634): die sichtbaren Veränderungen, die sie hierbei erleiden, sind S. 54 beschrieben worden.

Der Gehalt der Pflanzentheile an Stärkemehl ist natürlich nur da auffallend groß, wo dasselbe als Reservestoff reichlich aufgehäuft ist. Der Stärkegehalt schwankt in den Kartoffelknollen von 14 bis über 30 Procent; er beträgt in den Samen der Erbsen 58, der Bohnen 45, des Hafers 47, der Gerste 58, des Roggens 60, des Weizens und der Hirse 64, des Mais 65, des Reis 76 Procent. Wichtige Stärkesorten sind das Sago, welches aus den Stämmen der Palmen und Cycadeen stammt, und das Arrow-Root, welches aus den Wurzelstöcken der Marantaceen gewonnen wird.

Die Zweifel über die chemische Natur der sogenannten löslichen Stärke, die nur ein sehr beschränktes Vorkommen hat, sind bereits S. 64 ausgesprochen worden. Nach Dufour bildet sich dieser Körper nur in oberirdischen Organen, aber auch bei Lichtabschluss und verschwindet einmal gebildet nicht wieder, weder im Dunkeln noch beim natürlichen Tode der Organe.

3. Dextrin oder Stärkegummi, das bekannte Uebergangsproduct bei der Umwandlung von Stärkemehl in Zucker, ist thatsächlich in vielen Pflanzensäften nachgewiesen worden.

Die Dextrine sind Körper, welche noch die Zusammensetzung des Stärkemehls zeigen, aber bereits in kaltem oder heißem Wasser löslich sind, und deren Lösungen den polarisirten Lichtstrahl nach rechts ablenken. Als Achroodextrin bezeichnet man eine mit Jod nicht färbbare Form, als Erythrodextrin eine damit sich röthende, und als Amylodextrin eine damit sich blau färbende Modification. Es ist S. 55 der Ansicht A. Meyer's gedacht worden, wonach die in manchen Pflanzen vorkommenden, mit Jod sich rothbraun färbenden Stärkekörner*) Amylodextrin und Dextrin enthalten sollen. Auch über die anderen stärkeähnlichen Gebilde ist S. 56 nachzulesen.

4. Sinistrin, dem Dextrin analog, aber linksdrehend, ist in Meerzwiebeln und anderen Monocotylen, auch in keimender Gerste gefunden worden.

5. Inulin, im Safte der Zellen aufgelöst vorkommend und durch Alkohol in Sphärokrystallen sich abscheidend (S. 64). Wir haben es als in den unterirdischen Organen verhältnissmäßig weniger Pflanzen die Reservestärke vertretend (S. 601) kennen gelernt. Es entsteht in diesen Organen aus einwanderndem Traubenzucker und verwandelt sich bei der Auswanderung wieder in diesen zurück.

6. Gummi und Pflanzenschleime, welche mit kaltem Wasser zu einer schleimigen, klebenden Masse aufquellen, in Alkohol unlöslich sind und durch Kochen mit Säuren wie andere Kohlenhydrate in Traubenzucker übergehen. Sie entstehen in der Pflanze immer aus einer schon vorgebildeten anderen organischen Verbindung, in den meisten Fällen wohl aus zugeleitetem Traubenzucker, bisweilen auch als Umwandlung von Cellulose und Stärkemehl. Sie sind Endproducte des Stoffwechsels,

*) A. Meyer, Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod roth färben. Berichte der deutsch. bot. Ges. 1886, pag. 337 und 1887, pag. 171. — Tschirch, Daselbst. 1888, pag. 138.

also Secrete; anatomisch und physiologisch haben sie den verschiedensten Charakter.

Die echten Gummi- und Schleimarten liefern bei Behandlung mit Salpetersäure außer Oxalsäure auch Schleimsäure und zeigen zugleich mit Jod keine Blaufärbung. Davon sind unterschieden die der Cellulose verwandten Schleime, welche mit Salpetersäure behandelt nur Oxalsäure geben und durch Chlorzinkjod blau oder violett gefärbt werden. Mit diesem chemischen Charakter geht jedoch die physiologische Bedeutung nicht parallel. Beide Gruppen von Schleimen sind vertreten erstens in der Schleimepidermis von Samen und Früchten, wo die aus Schleim bestehenden und in Wasser aufquellenden Membranschichten den Zweck haben, den Samen an der feuchten Unterlage festzuleimen. Diese Schleime entstehen, wie ich gezeigt habe, nicht durch Umwandlung gewöhnlicher Cellulose, sondern werden gleich in ihrer chemischen Eigenschaft gebildet (S. 86 u. 158). Zweitens finden sich Gummischläuche oder Schleimzellen zerstreut innerhalb des Grundgewebes der vegetativen Organe, wo der Schleim bald der Zellhaut (S. 86) bald dem Zellinhalt (S. 64) angehört und wahrscheinlich als ein wasseraufspeicherndes Mittel dient. Drittens die Gummi- oder Schleimbehälter, welche anatomisch und physiologisch die Schleimzellen zu vertreten scheinen (S. 219). Diese Behälter entstehen bald schizogen, bald lysigen; in beiden Fällen ist der Schleim eine aus zugewandertem plastischem Stoff hervorgegangene directe Neubildung und nicht oder nur zum allerkleinsten Theile aus verschleimten Zellmembranen entstanden. Viertens das Wund- und Kerngummi, welches als knorpelartige Masse die Lumina der Gefäße etc. im Schutz- und Kernholz verstopft und dadurch physiologisch bedeutsame Verschlusseinrichtungen herstellt (S. 200), entsteht als ein Secret aus den Nachbarzellen der Gefäße. Dagegen entstehen durch eine Umwandlung vorhandener Cellulosemembranen die klebrigen Knospenüberzüge, die durch Verschleimung gewisser Trichomgebilde erzeugt werden (S. 87). Das Gleiche gilt von den massenhaften Gummiproductionen, welche der Bildung des arabischen Gummis oder Arabins, Kirschgummis oder Cerasins, sowie des Traganthgummis oder Bassorins zu Grunde liegen, wie S. 87 erwähnt wurde.

Der einzige bekannte Fall, wo Pflanzenschleim als Reservestoff in Samen abgelagert und also später wieder verbraucht wird, ist das Schleimendosperm gewisser Leguminosen (S. 87); dieser Körper entfernt sich also von den echten Schleimen und nähert sich wenigstens physiologisch der Reservecellulose (S. 618); vielleicht ist das von MUNTZ*) aus Leguminosensamen dargestellte und Galactine genannte Kohlenhydrat damit identisch.

7. Das Lichenin (Flechtenstärke oder Moosstärke), welches die Zellmembranen der meisten Flechten bildet, beim Kochen sich lösend und beim Erkalten zu Gallerte erstarrend, nimmt mit Jod schmutzig blaue Färbung an.

8. Das Glycogen, die thierische Stärke, welche in der Leber und andern Theilen des Thierkörpers vorkommt, beim Erwärmen in Wasser sich löst, mit Jod rothbraun gefärbt wird, soll nach ERRERA**) in den Ascis der Ascomyceten und auch in anderen Pilzen enthalten sein und mit dem Protoplasma gemengt das sogenannte Epiplasma darstellen, bei der Fruchtreife aber wieder verschwinden, indem es zur Sporenbildung verbraucht wird. Nach LAURENT***) kann auch Bierhefe sehr viel Glykogen bilden.

*) Ann. d. Chim. et d. Phys. 1882. pag. 121.

**) Botan. Centralbl. Bd. 12. pag. 5 und Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. LXXIV.

***) Ann. de l'Inst. Pasteur. 1889. pag. 113.

9. Die Pectinkörper oder Pflanzengallerten, welche in vielen saftigen Früchten vorkommen und deren Lösungen nach dem Einkochen zu einer Gallerte gerinnen, sind sowohl anatomisch und physiologisch als auch chemisch noch ungenügend bekannt. Die frühere Annahme, dass sie einer Metamorphose der Zellhaut entstammen, ist jedenfalls für unbegründet zu halten. Doch will sie MANGIN*) vermittelst ihrer Färbbarkeit mit Farbstoffen als Bestandtheile der Zellhaut nachgewiesen haben.

B. Die Traubenzucker-Gruppe, welche einen Theil der echten Zuckerarten umfasst, lösliche süßschmeckende Verbindungen, von der Formel $C_6H_{12}O_6$, von reducirender Wirkung (in alkalischer Kupfersulfatlösung beim Erwärmen rothes Kupferoxydul niederschlagend) und direct gährungsfähig. Hierher gehören:

1. Der Traubenzucker, Krümelzucker, die Dextrose oder Glykose, ein undeutlich krystallisirender, den polarisirten Lichtstrahl rechtsdrehender Zucker. Er ist die verbreitetste Zuckerart im Pflanzenreiche, da er hauptsächlich als der allgemeine Wanderungsstoff, in dessen Form die stickstofffreien plastischen Stoffe wandern (S. 611), auftritt. Er entsteht daher, wie wir gesehen haben, bald aus Stärkemehl, bald aus Cellulose, aus Inulin, Rohrzucker, fettem Oel etc. und wandelt sich zuletzt wieder in derartige Verbindungen zurück. Eine plötzliche Zunahme der Zuckerbildung in den Stengeln in Folge äußerer Einwirkungen hat G. KRAUS**) nachgewiesen, nämlich vor dem Eintritt der geotropischen Krümmungen (S. 470) und bei den in Folge von Erschütterungen eintretenden Krümmungen. Von dem Süßwerden der Kartoffeln in Folge von Kälte ist S. 245 die Rede gewesen. In einigen Fällen ist aber Traubenzucker auch Endproduct des Stoffwechsels und hat dann physiologisch eigenartige Zwecke. So ist er im Honigsecret der Blüthen (S. 596) enthalten, wo er als Anlockungsmittel der zur Bestäubung der Blüthen nöthigen Insecten dient; auch findet er sich neben Fruchtzucker in den süßen Früchten.

2. Der Fruchtzucker, Fructose, Schleimzucker oder Lävulose, einen nicht krystallisirenden Syrup bildend und optisch linksdrehend. Er findet sich ebenfalls im Honig der Blüthen und vorzugsweise in allen süßen Früchten.

Der Zucker in den Früchten ist natürlich immer Endproduct des Stoffwechsels, erzeugt zu dem Zwecke, die Früchte begehrenswerth zu machen und dadurch den Samen zu möglichster Verbreitung zu verhelfen. Er entsteht in den Früchten aus den Assimilationsproducten der Blätter; zur Erzeugung des Zuckers im Obst sind daher die Blätter und das Licht nothwendig, letzteres natürlich nur für die Blätter. Denn wie MÜLLER-THURGAU***) gezeigt hat, werden Trauben, welche man mit einem dunklen Kasten umschließt, reif und süß, sobald als nur die Blätter beleuchtet sind; nur um ein geringes enthielten solche Trauben weniger Zucker und mehr Säure. Die Zuckerbildung im Obst wird durch hohe Temperatur befördert; darum sind alle Früchte aus wärmeren Gegenden süßer. Nach MÜLLER-THURGAU rührt dies aber

*) Compt. rend. Bd. 109. pag. 579.

**) Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle. XV.

***) Zuckerbildung in den Trauben. Botan. Centralbl. 27. 1886. pag. 116.

daher, dass die höhere Temperatur die Leitung des Zuckers aus den Blättern nach den Früchten beschleunigt. In den unreifen Trauben herrscht nach MACH*) zuerst Dextrose vor, dann erscheint auch Lävulose und diese wiegt in den reifen Beeren vor; wahrscheinlich entsteht also letztere erst in der Frucht aus eingewanderter Dextrose.

C. Die Rohrzucker-Gruppe, echte Zuckerarten von der Formel $C_{12}H_{22}O_{11}$, welche nicht oder schwach reduciren und meist nicht direct gährungsfähig sind, wohl aber invertirt, d. h. unter Wasseraufnahme (hydrolytisch) in eine gährungsfähige Zuckerart der vorigen Gruppe übergeführt werden können. Physiologisch haben sie den gemeinsamen Charakter, dass sie hauptsächlich in vegetativen Organen und vorwiegend als Reservestoffe aufgespeichert werden. Es scheint eine große Zahl dieser Zuckerarten zu geben, von denen verschiedene Pflanzenfamilien oder Gattungen ihre besonderen haben dürften. Der wichtigste und verbreitetste aber ist:

Der gemeine Zucker, Rohrzucker, Rübenzucker oder die Saccharose, deutlich krystallisirbar und rechtsdrehend. Diesen liefern das Zuckerrohr, die Runkel- und Zuckerrüben, Mohrrüben, Zuckerhirse, Zuckerahorn etc. Wir haben ihn oben (S. 601) als einen wichtigen Reservestoff vegetativer Organe kennen gelernt, der aus einwanderndem, in den Blättern gebildetem Traubenzucker entsteht und beim Wiederverbrauch sich in diesen zurückverwandelt, was durch ein in den Zellen entstehendes Ferment (Invertin) bewirkt wird.

Die Maltose oder der Malzzucker ist ein in der keimenden Gerste als Umwandlungsproduct der Reservestärke neben Dextrin entstehender Zucker, welcher von dem vorigen durch stärkere Rechtsdrehung, schwache reducirende Kraft und directes Gährungsvermögen sich unterscheidet.

Noch manche andere, hierher gehörige Zuckerarten von beschränktem Vorkommen sind bekannt; so die Synanthrose in den Knollen von Compositen neben Inulin, die Melezitose im Safte der Lärche, die Melitose in der australischen Manna aus den Blättern von Eucalyptus-Arten, die Gentianose in den Wurzeln von Gentiana-Arten, der Schwammzucker oder die Mykose (mit der vielleicht Trehalose identisch ist) im Mutterkorn und in einigen anderen Pilzen.

Mit dem Namen Pseudozucker werden süßschmeckende Pflanzenstoffe belegt, welche aber nicht zu den Kohlenhydraten gehören, indem sie in ihrer Zusammensetzung einen Mehrgehalt an Wasserstoff zeigen. Der bekannteste ist der Mannit, $C_6H_{14}O_6$, der in vielen Pilzen vorkommt, wo er nach MÜNTZ**) bald mit Mykose zusammen, bald allein sich befindet, bald auch von letzterer vertreten wird. Auch in höheren Pflanzen findet er sich; so in der Manna, einem Secret, welches ähnlich wie Gummi aus den Stämmen gewisser Bäume, besonders der Mannaesche, ausschwitzt; auch in jungen Olivenfrüchten.

II. Die Glykoside.

§ 91. Wir verstehen hierunter in Wasser lösliche und krystallisirende, nicht flüchtige Verbindungen, welche durch bitteren Geschmack ausgezeichnet sind und deren chemischer Charakter darin besteht, dass sie

*) Botan. Centralbl. 27. 1886. pag. 73.

**) Ann. d. chim. et d. phys. 1876. pag. 60.

durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien oder durch Einwirkung gewisser Fermente unter Aufnahme von Wasser sich spalten in zwei neue Körper, von denen der eine Zucker (Glykose), der andere meist eine aromatische Verbindung verschiedener Natur ist; wegen dieser Eigenschaft haben sie ihren Namen erhalten. Sie sind daher als ätherartige Abkömmlinge der betreffenden Zuckerarten zu betrachten. Ihre Bildung und Bedeutung in der Pflanze sind noch in Dunkel gehüllt; wir wissen nur, dass sie in Rinden, Wurzeln, Blättern und Samen sehr vieler Pflanzen, deren bitteren Geschmack sie bedingen, verbreitet sind, jedoch derart, dass jedes der zahlreichen Glykoside nur einer oder wenigen Species eigen ist. Wir unterscheiden:

A. Stickstoffhaltige Glykoside. Diese bestehen aus C, H, N, O.

Hierher gehören:

1. Das Amygdalin, $C_{20} H_{27} N O_{11}$, in den bitteren Mandeln, auch in Samen, Blättern und Rinden anderer Amygdalaceen. Es zerfällt, wenn es in Berührung kommt mit dem zugleich in den Mandeln enthaltenen Ferment Emulsin (S. 635), in Bittermandelöl, Blausäure und Glykose. Diese Einwirkung tritt erst beim Zerreiben der Samen auf; es ist nicht genau bekannt, wie beide Stoffe im unverletzten Samen von einander getrennt sind.

2. Die Myronsäure, $C_{10} H_{19} N S_2 O_{10}$, also schwefel- und stickstoffhaltig, als myronsaures Kali im Samen des schwarzen Senf. Durch die ebenfalls erst beim Zerreiben der Samen eintretende Einwirkung des zugleich vorkommenden Fermentes Myrosin (S. 635) zerfällt sie in das Senföl (S. 639), Glykose und saures Kaliumsulfat.

3. Das Solanin, $C_{45} H_{71} N O_{16}$, in allen Solanum-Arten, besonders im Bittersüß, sowie in den Kartoffelknollen in mehreren zunächst unter der Schale liegenden Zellschichten, auch in den Kartoffeltrieben, wo es anfangs zu-, später abzunehmen scheint, durch rosenrothe Färbung, welche durch Salpetersäure hervorgerufen wird, erkennbar, hat giftige Eigenschaften und verhält sich Säuren gegenüber als organische Base. Durch Kochen mit verdünnten Säuren spaltet es sich in Traubenzucker und Solanidin.

B. Stickstofffreie Glykoside, aus C, H, O bestehende Verbindungen, ärmer an Sauerstoff als die Kohlenhydrate, meist in Rinden und Wurzeln der Bäume. Von der großen Zahl bekannter Verbindungen dieser Art nennen wir folgende.

Salicin oder Weidenbitter, in den Rinden und Blättern der Weidenarten, spaltbar in Traubenzucker und Saligenin, liefert durch Oxydation mit Schwefelsäure und Kaliumchromat das natürlich in den Spiraea-Arten vorkommende flüchtige Spiraeaöl oder Salicylaldehyd, und durch weitere Oxydation Salicylsäure.

Populin, neben dem vorigen in Rinde und Blättern der Populus-Arten.

Phloridzin, in der Rinde der Obstbäume, besonders in den Wurzeln.

Aesculin, der blau fluorescirende Stoff in der Rinde der Rosskastanien.

Fraxinin in der Rinde der Esche, ebenfalls fluorescirend.

Quercitrin, ein gelber Farbstoff in der Rinde von Quercus tinctoria und einigen anderen Pflanzen, spaltbar in Zucker und Quercitrin, welches auch in manchen Pflanzen gebildet vorkommt.

Coniferin, im Cambium und Holze vorzüglich der Coniferen (S. 84), spaltet sich durch Einwirkung von Fermenten in Zucker und Coniferylalkohol. Aus letzterem lässt sich künstlich durch Oxydation das Aldehyd Vanillin darstellen, der natürliche aromatische Bestandtheil der Vanille.

Digitalin, der giftige Bestandtheil von Digitalis purpurea.

Ruberythrinsäure, in der Wurzel von Rubia tinctorum, wird durch ein zugleich in den Wurzeln enthaltenes Ferment in Zucker und rothen Krappfarbstoff oder Alizarin zerlegt.

Indican, in den Indigofera-Arten und in Isatis tinctoria, kann durch verdünnte

Säuren oder Fermente gespalten werden in einen zuckerähnlichen Körper, Indigglucin, und in einen blauen Farbstoff, das Indigblau.

Glycyrrhizin, der bittersüße Bestandtheil der Süßholzwurzel.

Enzianbitter in der Wurzel von Gentiana lutea.

Hesperidin, in den unreifen Orangen (S. 64).

Es giebt noch eine große Anzahl bitter schmeckender Pflanzenstoffe, deren Constitution aber unbekannt ist und die jedenfalls nicht als Glykoside erkannt sind, darum noch unter der Bezeichnung bittere Extractivstoffe geführt werden, so das Hopfenbitter oder Lupulin in den Drüsen der Hopfenkätzchen (S. 142), das Wermuthbitter oder Absynthin in Artemisia Absynthium, das Aloëbitter oder Aloïn in den Aloëarten (S. 213), etc.

Im Anschluss an die Glykoside erwähnen wir das Phloroglucin, das Trioxybenzol $C_6H_3(OH)_3$, nicht bloß weil es ein Spaltungsproduct mancher der genannten Glykoside ist, wie z. B. Phloridzin und Hesperidin, sondern auch weil es natürlich vorkommt. Es ist nachweisbar durch die Rothfärbung mit Vanillin-Salzsäure; denn die rothe Reaction, welche verholzte Membranen mit Phloroglucin und Salzsäure zeigen (S. 84), beruht auf dem in allen verholzten Membranen vorhandenen Vanillin. Nach WAAGE*) enthielten von 185 untersuchten Pflanzen 135 Phloroglucin, sowohl Gefäßkryptogamen, als auch Gymnospermen, Dicotylen und Monocotylen; doch sind die Holzpflanzen bevorzugt. Dasselbe findet sich in Wurzeln, Axenorganen, Blättern und Blüthentheilen, und zwar in der Epidermis, im Grundgewebe, im Phloëm außer den Siebröhren, in Markstrahlen, cambialen Zellen und im Mesophyll, überall im Zellsafte gelöst. Es besteht ein gewisser Parallelismus zwischen dem Vorkommen oder Fehlen des Phloroglucins und demjenigen der Gerbstoffe, und WAAGE hat es wahrscheinlich gemacht, dass das Phloroglucin ebenfalls ein Nebenproduct des Stoffwechsels ist, welches im Allgemeinen keine weitere Verwendung findet und in den Geweben bis zu deren Tode verbleibt. Denn bei der Regeneration von Stärke oder Cellulose aus wanderndem Traubenzucker muss ein Molekül Wasser abgespalten werden; lässt man noch zwei Moleküle Wasser sich abspalten, so gelangt man direct zum Phloroglucin ($C_6H_{12}O_6 = C_6H_6O_3 + 3H_2O$). Eine Beziehung zum Lichte oder zum Chlorophyll besteht nicht, da Phloroglucin auch beim Keimen im Dunkeln entsteht.

III. Die Gerbstoffe oder Gerbsäuren.

§ 92. Diese im Pflanzenreiche weit verbreiteten Körper bestehen aus C, H und O, sind kohlenstoff- und sauerstoffreicher als die Kohlenhydrate, in Wasser und Alkohol löslich, meist nicht krystallisirbar und durch ihren herben, adstringirenden Geschmack sowie durch die Eigenschaft ausgezeichnet, thierische Haut zu gerben, d. h. in Leder zu verwandeln. Sie haben den Charakter schwacher Säuren und könnten auf Grund ihrer Constitution zu den Glykosiden gerechnet werden, denn sie sind meist als ätherartige Verbindungen der Gallussäure oder einer anderen Säure mit einem Zucker oder Phloroglucin oder einer zweiten specifischen Säure zu betrachten.

Ein abschließendes Urtheil über die Bedeutung der Gerbstoffe in der Pflanze ist bis jetzt noch nicht möglich. Wiewohl in gewissen Fällen eine Wiederverwendung einmal gebildeten Gerbstoffes beobachtet ist, so haben diese Körper doch hauptsächlich den Charakter nicht weiter verwerthbarer Nebenproducte des Stoffwechsels, welche unverändert oder durch

*) Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1890. pag. 250.

Oxydation in Phlobaphene (S. 648) verwandelt in den Geweben liegen bleiben.

Die Gerbsäuren werden nach den Pflanzen benannt, in denen sie vorkommen. Man theilt sie in zwei Gruppen, je nachdem sie mit Eisenchlorid einen schwarzblauen Niederschlag (Tinte) oder einen grünlichen geben.

Zu den eisenbläuenden Gerbsäuren gehören:

1. Die Galläpfelgerbsäure, Gallusgerbsäure oder Tannin, $C_{14} H_{10} O_9$, beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure in Gallussäure und Traubenzucker spaltbar, in den Galläpfeln der Eichenarten, in Rhus coriaria, im Thee etc.

2. Die Eichengerbsäure, in der Eichenrinde und anderen normalen Theilen der Eichen, der wirksame Bestandtheil der Lohrinde.

Zu den eisengrünenden Gerbsäuren gehören: die Weidengerbsäure, die Ulmengerbsäure, die Erlengerbsäure, die Kastaniengerbsäure in Aesculus, die Catechugerbsäure in Mimosa Catechu, die Kaffeegerbsäure in Blättern und Samen des Kaffeebaumes, die Chinagerbsäure in den Chinarinden etc.

Die Gerbstoffe kommen in der lebenden Zelle im Zellsaft aufgelöst vor, oft im Safte besonderer Vacuolen, sogenannter Gerbstoffblasen (S. 65). Sie fehlen vielleicht keiner Pflanze vollständig und finden sich in Wurzeln, Stengeln, Blättern, Blüthen und Früchten, und zwar hauptsächlich in den parenchymatischen Geweben wie Epidermis, Rinde, Phloem, Markstrahlen, auch im Cambium, und in den Blättern auch im Assimilationsgewebe, wie Rulf und Westermaier näher verfolgt haben. Die Rinden der Bäume und die Rhizome mancher Dicotylen sind die gerbstoffreichsten Theile, demnächst auch die Gallenbildungen. Seit Sachs ist bekannt, dass bei der Keimung gerbstofffreier Samen der Gerbstoff in der Keimpflanze auch im Dunkeln entsteht; auch beim Austreiben von Zweigen oder Rhizomen im Dunkeln entsteht Gerbstoff in den neugebildeten Theilen. Welcher Stoff hierzu das Material liefert, ist nicht sicher anzugeben; doch dürfte dabei an die Reservestärke zu denken sein. Von dieser mit der Assimilation nicht zusammenhängenden autochthonen Gerbstoffbildung unterscheidet nun G. Kraus noch eine andere, welche im Blatte stattfindet und nach den Versuchen dieses Forschers unter Bedingungen erfolgt, die denen der Assimilation gleich sind, nämlich Licht, Chlorophyllgehalt des Blattes und Kohlensäuregehalt der Luft. Indessen fallen beide Processe nicht zusammen, denn es kann Kohlensäure-Assimilation ohne Gerbstoffbildung stattfinden und letztere z. B. an trüben Tagen unterbleiben, wo erstere sich vollzieht. Auch in diesem Falle ist die Entstehung des Gerbstoffes noch unbekannt. Was nun das Schicksal desselben in der Pflanze anlangt, so soll nach Schell, Kutscher und Rulf ein Theil des Gerbstoffes, welcher die jungen Gewebe erfüllt, bei der Ausbildung der letzteren aus gewissen Zellen verschwinden, wobei freilich unentschieden ist, ob er zur Athmung oder zu Stoffbildungen verbraucht wird. G. Kraus nimmt an, dass der in den assimilirenden Blättern entstandene Gerbstoff in die Stammorgane und selbst in die Wurzel auswandert und in diesen Organen theils in den Rinden als solcher oder in seinen Spaltungsproducten, den Phlobaphenen, sich anhäuft, theils auch in das Holz übertritt, wo er mit zu den Bestandtheilen des Kernholzes beiträgt. Diese Wanderung des Gerbstoffes schließt Kraus aus der Beobachtung, dass bei Unterbrechung der Leitungsbahnen im Blatte oder bei Anstellung des Ringelschnittes an den Stammorganen eine Anhäufung von Gerbstoff an den betreffenden Stellen eintritt. Es ist einleuchtend, dass diese Erscheinung nicht nothwendig in jenem Sinne gedeutet werden muss, indem es sich auch um eine Abspaltung von dem wirklichen Wanderungsstoffe, der Glykose oder den Glykosiden handeln und die Anhäufung von Gerbstoffen an Wundstellen eine Folge der an den letzteren erhöhten allgemeinen Bildungsthätigkeit sein könnte. Möller hat aus seinen Beobachtungen, dass Blätter, die im Lichte Stärke aber wenig Gerbstoff enthalten, im Dunkeln unter Verschwinden von Stärke viel Gerbstoffe bilden und dass letztere im Schwammparenchym und in den Parenchymscheiden der Gefäßbündel sich anhäufen, den Schluss gezogen, dass die Kohlenhydrate nach Uebergang

in Gerbstoffglykoside wandern, und dass beim Verbrauch, also während Stärke oder Cellulose gebildet wird, Gerbstoff wieder ausgeschieden wird. Jedenfalls bleibt es nach alledem feststehend, dass der Gerbstoff zum wesentlichsten Theile ein aus dem Stoffwechsel ausgeschiedenes Nebenproduct ist, welches ja auch thatsächlich in den abfallenden Blättern und den sich abstoßenden Borketheilen der Baumrinden mit verloren geht. Oft finden sich in den Geweben besondere mit Gerbstoff erfüllte Zellen, die diesen Inhalt dauernd behalten, und nicht selten zugleich rothen Anthocyan-Farbstoff (S. 66) enthalten, der möglicherweise ein Derivat von Gerbstoffen ist. Dass man dem Gerbstoff nebenher auch die Bedeutung beigelegt hat, wegen seines herben Geschmackes ein Schutzmittel gegen Thierfraß und wegen seiner antiseptischen Eigenschaften ein solches gegen Fäulniss zu sein, mag immerhin erwähnt werden.

Literatur. Sachs, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1859. pag. 25. und 62. — Wigand, Botan. Zeitg. 1862. pag. 121. — Schell, Physiologische Rolle der Gerbsäure, Just, Botan. Jahresber. 1875. pag. 872. — Kutscher, Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. Flora 1883. — Rulf, Verhalten der Gerbsäure bei der Keimung. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1884. pag. 40. — Westermaier, Physiologische Bedeutung des Gerbstoffes. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1885 und 1887. — Möller, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. LXVI. — Mittheil. des naturw. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen. XIX. pag. 3 u. 8. — G. Kraus, Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffes. Leipzig 1889.

IV. Die organischen Säuren.

§ 93. Diese ternären, wasserlöslichen, sauer schmeckenden Verbindungen sind über das ganze Pflanzenreich verbreitet, allerdings derartig, dass vielfach einzelne Pflanzengattungen ihre besonderen organischen Säuren haben, also die Zahl der letzteren sehr groß ist und dieselben physiologisch sich gegenseitig bis zu einem gewissen Grade vertreten zu können scheinen. Jedoch giebt es auch organische Säuren, die in weiter Verbreitung im Pflanzenreiche vorkommen und neben den speciellen Säuren vorhanden sein können; die allerverbreitetste ist die Oxalsäure. Diese Säuren treten in der Pflanze theils mit mineralischen Basen zu neutralen oder sauren Salzen verbunden, theils im freien Zustande auf, weshalb die meisten Pflanzensäfte sauer reagiren, viele sogar stark sauer schmecken. Ihr hauptsächlicher Sitz sind die Zellen des Grundgewebes und der Epidermis aller Organe, wo sie bald im Zellsafte gelöst, bald in Form von Krystallen auftreten.

Die physiologische Rolle der organischen Säuren in der Pflanze ist eine verschiedenartige. Directe Assimilationsproducte sind sie in keinem Falle, sondern immer erst Producte des weiteren Stoffwechsels. Auch werden sie, wie es scheint, einmal gebildet, zur Erzeugung anderer Pflanzenstoffe nicht mehr verwendet. Die eine Bedeutung derselben, die wohl die wichtigste und bei allen Pflanzen zutreffende sein dürfte und die bereits C. Sprengel und später Holzner geltend machten, besteht darin, dass sie bestimmt sind, die mineralischen Basen zu binden, welche die für die Ernährung unentbehrlichen Mineralsäuren, wie Salpetersäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure in Salzform in die Pflanze eingeführt und dort diese Säuren zur Bildung von Amiden und Eiweißstoffen abgegeben haben.

Außerdem haben sie noch mancherlei besondere Zwecke: so mögen sie vielleicht mit zur Erzeugung des Turgors der Zellen S. 298 beitragen; ihre Gegenwart mag die Umbildung der Stärke in Zucker durch Fermente (S. 635) unterstützen; sie dürften in den lösend wirkenden Wurzelausscheidungen (S. 526) und in den sauren Secreten der insektenfressenden Pflanzen (S. 562) ein wirksamer Bestandtheil sein: in den Geschlechtsorganen der Archegoniaten bestimmen sie die Bewegungsrichtung der chemotaktischen Spermatozoiden (S. 293) etc., und eine wichtige Rolle spielen sie in den süßen Früchten, wo sie zusammen mit Zucker den angenehm kühlenden, süßsäuerlichen Geschmack bedingen, der diese Früchte für Menschen und Thiere begehrlich macht und so der Pflanze ein Hülfsmittel zur Verbreitung ihrer Samen ist.

Aus den Untersuchungen von G. Kraus ergiebt sich, dass im Allgemeinen die Blätter den sauersten, die Stengel einen weniger, die Wurzeln einen noch weniger sauren Saft haben und dass bei dicken Stengeln und Blättern die grüne Rinde saurer ist als das weiße Mark. Die bereits von Ad. Meyer gemachte Beobachtung, dass Crassulaceen, besonders Bryophyllum am Tage weit ärmer an Säuren sind als in der Nacht, und dass diese Säurezersetzung durch das Licht mit einer Abscheidung von Sauerstoff verbunden ist, wurde von G. Kraus und de Vries dahin erweitert, dass dies eine allgemeine Erscheinung ist, die nur bei den Crassulaceen besonders stark hervortritt, indem z. B. Bryophyllum an sonnigen Augusttagen 11mal weniger Säure enthalten kann als in der Nacht. Die tägliche periodische Schwankung des Säuregehaltes zeigt im Allgemeinen das Maximum in den ersten Morgenstunden, dann sinkt die Acidität bis zum Abend, wo das Minimum erreicht wird, und steigt während der Nacht stetig. Der Vorgang ist direct vom Lichte abhängig, denn er lässt sich local durch Verdunkelung einzelner Stellen eines Pflanzentheiles hervorrufen. Erhöhung der Temperatur beschleunigt die Zersetzung der Säure bedeutend, so dass schon in der Nacht viel davon zersetzt wird. Auch in kohlensäurefreier Luft, wo keine Sauerstoffabspaltung aus Kohlensäure durch Assimilation stattfinden kann, scheiden die sauren Blätter unter Entsäuerung Sauerstoff aus. Warburg fand, dass bei chlorophyllfreien Pflanzen eine Entsäuerung am Lichte nicht eintritt, auch dass ein gewisser Kohlensäurereichthum der Luft sie unterbricht. Die genannten Forscher deuten diese Beobachtungen dahin, dass die Zersetzung der Säure eine Oxydation ist, welche ermöglicht wird durch die Sauerstoffausscheidung bei der Assimilation am Lichte, und dass die Kohlensäure und das Wasser, welche bei dieser Oxydation entstehen, dann vom Chlorophyll wie gewöhnlich unter Sauerstoffausscheidung wieder assimilirt werden. Die Anhäufung der Säuren würde also besonders da befördert werden, wo die Oxydation eine langsamere ist, wie denn in der That die Crassulaceen wegen ihrer voluminösen Gewebebildung keinen schnellen Gaswechsel haben. Das Material für die Bildung von Säuren liefert offenbar der aus den Assimilationsorganen stammende Zucker. Als hauptsächlich an der nächtlichen Säurebildung betheiligt ist Aepfelsäure erkannt worden. Bergmann fand auch Ameisen- und Essigsäure in vielen Pflanzen und constatirte eine durch Verdunkeln der Pflanzen zu erzielende Zunahme dieser Säuren.

Zur Bindung des Kalkes, welcher die zur Ernährung erforderlichen Mineralsäuren und besonders Salpetersäure in die Pflanze einführt, wird wohl hauptsächlich Oxalsäure verwendet, weshalb denn auch Krystalle von Calciumoxalat durch das ganze Pflanzenreich verbreitet sind. Für diese Bedeutung der Oxalsäure spricht hauptsächlich das Auftreten dieser Krystalle in besonderen im Grundgewebe aller Organe von den Wurzeln an bis in die Blätter zerstreut liegenden Zellen (S. 58) bisweilen auch in der Zellhaut (S. 89), namentlich ihre Häufigkeit in den grünen Blättern, in denen ja stickstoffhaltige organische Verbindungen erzeugt werden, sowie in der Rinde und in und neben dem Siebtheil der Wurzel- und Stengelorgane der Bäume,

wo ja ebenfalls viel stickstoffhaltiges Material producirt wird; ferner der Umstand, dass diese Calciumoxalatkrystalle in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, wie letzthin WEHMER noch genauer nachgewiesen hat, zu keiner Zeit bis zum Tode des Pflanzentheiles wieder aufgelöst werden, also offenbar ein abgeschiedenes, als solches werthloses Nebenproduct darstellen, besonders auch das mit dem Auftreten und der Assimilation der Nitrate in den Blättern correspondirende Verhalten dieses Salzes, von welchem S. 569 die Rede war. Unerklärt bleibt dabei noch das häufige Zusammenvorkommen dieser Krystalle mit Schleim (S. 60). Manchmal sind Calciumoxalatkrystalle so reichlich in gewissen Geweben ausgeschieden, dass sie gleichzeitig mechanisch festigend und härtend wirken.

An der Säuerung der Früchte sind hauptsächlich Weinsäure, Apfelsäure und Citronensäure betheiligt. Diese entstehen in den Früchten aus einwanderndem Traubenzucker, sind also Oxydationsproducte des letzteren. Während der Reifung nimmt mit Zunahme des Zuckergehaltes der Säuregehalt ab. Während man dies früher auf eine Neutralisation der Säure durch einwanderndes Kali zurückführte, sucht MÜLLER-THURGAU es dadurch zu erklären, dass im normalen Verlaufe die Säure immer weiter oxydirt wird zu Kohlensäure und Wasser, dass aber mit der Reifung allmählich der Stoffwechsel, also auch die Verathmung des Zuckers zu Säure abnimmt.

Die wichtigsten Pflanzensäuren sind:

1. Ameisensäure, $C H_2 O_2$, in den Brennhaaren der Nessel und anderer nesselnder Pflanzen, außerdem in geringen Quantitäten auch in verschiedenen Theilen zahlreicher Pflanzen nachgewiesen.

2. Essigsäure, $C_2 H_4 O_2$, ist ebenfalls in kleinen Mengen in vielen Pflanzen gefunden worden.

3. Klee- oder Oxalsäure, $C_2 H_2 O_4$, die verbreitetste Säure im Pflanzenreiche, die ihren Namen vom Sauerklee (Oxalis) erhalten hat, an dessen saurem Geschmack sie ebenso wie an demjenigen des Sauerampfers und anderer sauren Pflanzen schuld ist. Ihre physiologische Bedeutung ist im Obigen erörtert worden.

4. Apfelsäure, $C_4 H_6 O_5$, bald frei, bald als Kalium- oder Calciumsalz in den meisten sauren Früchten, aber auch in vegetativen Pflanzentheilen, z. B. in den Crassulaceen und anderen Succulenten.

5. Wein- und Weinsteinsäure, $C_4 H_6 O_6$, besonders reichlich im Safte der Weintrauben und anderer Theile des Weinstockes, aber auch in vielen anderen sauren Früchten, in geringer Menge auch in Blättern, Rinden und Wurzeln vieler anderen Pflanzen.

6. Citronensäure, $C_6 H_8 O_7$, reichlich in den Citronen, aber auch in Früchten, Blättern, Rinden und Wurzeln vieler anderen Pflanzen.

Auf einzelne wenige Pflanzen beschränkt sich z. B. die Baldriansäure, $C_5 H_{10} O_2$ (Wurzeln von Valeriana, Angelica, Viburnum etc.), Bernsteinsäure, $C_4 O_6 H_4$ (in geringer Menge im Weinstock, Wermuth, Lattich etc.), Fumarsäure, $C_4 H_4 O_4$ (in Fumariaceen), Chelidonsäure, $C_7 H_4 O_6$ (in Chelidonium majus), Mekonsäure, $C_7 H_4 O_7$ (im Milchsafte des Mohns), Aconitsäure, $C_6 H_6 O_6$ (in Aconitum und Delphinium) etc.

Literatur. C. SPRENGEL, Die Lehre vom Dünger. Leipzig 1839. pag. 62. — HOLZNER, Flora 1867. pag. 520. — AD. MEYER, Landwirthsch. Versuchsstationen 1875. pag. 410 u. 1878. pag. 277. — Die Sauerstoffausscheidung fleischiger Pflanzen. Heidelberg 1876. — Landwirthsch. Versuchsstationen 1884. pag. 217 und 1887. pag. 127. — G. KRAUS, Abhandl. d. naturforsch. Ges. Halle XVI. — DE VRIES, Periodische Säurebildung der Fettpflanzen. Botan. Zeitg. 1884. Nr. 22. — Bedeutung der Kalkablagerungen in den Pflanzen. Landwirthsch. Jahrb. 10. pag. 53. — WEHMER, Botan. Zeitg. 1889. pag. 141. u. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 216. — MÜLLER-THURGAU, Zuckerbildung in den Trauben. Botan. Centralbl. 27. 1886. pag. 116. — BERGMANN, Vorkommen von Ameisensäure und Essigsäure. Botan. Zeitg. 1882. pag. 731. — BACCARINI, Annuario del'Ist. Botan. di Roma 1884. pag. 154. — WARBURG, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 280.

V. Die Pflanzenbasen oder Alkaloide.

§ 94. Diese sämmtlich stickstoffhaltigen organischen Verbindungen haben den Charakter von Alkalien und sind besonders durch einen meist sehr bitteren Geschmack und durch heftige Giftwirkung auf den thierischen Organismus ausgezeichnet; sie sind das wirksame Princip der meisten Giftpflanzen.

Die Kenntniss der verschiedenen Alkaloide wird durch die Schwierigkeit ihrer Darstellung und Trennung beeinträchtigt. Chemisch gehören sie verschiedenen Klassen von Verbindungen an; wir haben daher auch einige schon unter den Glykosiden (S. 624) genannt. Auch physiologisch ist erst wenig über sie bekannt. Ihr Vorkommen ist, da es ja nur wenige Giftpflanzen giebt, ein beschränktes und überdies pflegt jede Giftpflanze ihr eigenes oder mehrere eigene Alkaloide zu enthalten. Bezüglich der Entstehung der Alkaloide weiß man nur, dass die Giftpflanzen je nach Gegenden, Bodenarten und Culturbedingungen ungleich reichlich dieselben bilden. Die plausibelste Ansicht hinsichtlich der Bedeutung dieser Stoffe für das Pflanzenleben bleibt die, dass sie Schutzmittel gegen die Angriffe thierischer Feinde sind. Denn in der That treten sie bei jedem Angriffsversuche der durch ihren Fraß die Pflanzen bedrohenden Thiere in Wirkung. Die meisten Alkaloide sind nämlich in Milchsäften (S. 597) enthalten, also in Secreten, welche bei der geringsten Verwundung der Pflanze hervorstürzen. So finden sich nach CLAUTRIAU*) die Alkaloide der Mohnpflanze in Samen und Keimpflanzen noch nicht; sie treten dann im Milchsafte auf, desgleichen in den Epidermiszellen der oberirdischen, nicht der unterirdischen Theile, am reichlichsten in der Epidermis der Kapsel: beim Absterben und Vertrocknen der Pflanze verschwinden auch die Alkaloide wieder. Im Opium, dem Milchsafte des Mohns, ist eine ganze Reihe eigenthümlicher Alkaloide vorhanden, nämlich Morphium, Codeïn, Thebaïn, Papaverin, Narcotin und Narceïn; und so haben die fast überall giftigen Milchsäfte auch bei anderen Pflanzen ihre eigenen Alkaloide, selbst bei den Giftschwämmen. In anderen Fällen haben die Alkaloide besonders in der Baumrinde ihren Sitz, ohne gerade in Milchsäften enthalten zu sein; so z. B. bei den Chinabäumen, wo wieder eine ganze Reihe eigener bitterer Alkaloide auftritt, wie Chinin, Cinchonin, Cinchonamin, Chinidin, Cinchonidin Chinamin und Conchinamin. Bemerkenswerth ist es auch, dass viele Pflanzen ihre Früchte oder Samen dadurch gegen Thiere schützen, dass sie diesen Organen durch besonders reichen Gehalt an Alkaloiden eine große Giftigkeit verleihen, die dabei für die Pflanze ungefährlich ist; so findet sich das Strychnin nnd Brucin in den Früchten von Strychnos, das Atropin, Daturin und Hyoscyamin in Atropa, Datura uud Hyoscyamus, das Nicotin in Nicotiana, das Coniin im Schierling, das Piperin im Pfeffer, Veratrin in Veratrum, Colchicin in Colchicum, Aconitin in Aconitum etc. Von schwächerer Wirkung sind das Coffeïn oder Theïn in den verschiedensten Theilen des Kaffee- und Theestrauches, das Theobromin im Kakao. Manche der genannten Alkaloide finden sich außer in den Früchten oder Samen auch in den vegetativen Theilen, besonders in den unterirdischen ausdauernden Organen. Die Papilionaceen scheinen viele eigenthümliche Alkaloide zu enthalten; so finden sich z. B. allein in den verschiedenen Lupinen-Arten Lupinin, Lupinidin und Lupanin. Im Mutterkornpilz (Claviceps purpurea) sind zwei Alkaloide, Ecbolin und Ergotin, an Sclerotinsäure und Ergotsäure gebunden.

*) Mem. de la soc. Belge de Microscopie XII. pag. 67.

VI. Die Eiweißstoffe, Albuminate oder Proteïne.

§ 95. In physiologischer Beziehung sind dieses die wichtigsten Stoffe des Pflanzenkörpers, die in keiner Pflanze fehlen, weil sie den wesentlichsten Bestandtheil des Protoplasmas (S. 13) und des Zellkernes (§ 24), also der eigentlich lebendigen Theile einer jeden Zelle ausmachen und daher für die Pflanze ebenso unentbehrlich wie für den Thierkörper sind. Auch gewisse functionell wichtige besondere Gebilde des Protoplasmas, wie die Chromatophoren, d. h. die farblosen Träger von Farbstoffen, wie Chlorophyll etc. (S. 31), bestehen wesentlich aus Eiweißkörpern, ebenso die Aleuronkörner und Krystalloide (S. 44), welche die Form darstellen, in welchen Proteïnkörper als Reservestoffe besonders in den Samen (S. 605) aufgespeichert werden, desgleichen die schleimigen Inhaltsmassen der Siebröhren, welche die Reservestoffe für die Ernährung der Cambiumschicht enthalten (S. 604). Auch die durch Degeneration von Bakterien entstandenen Bakteroiden in den Wurzelknöllchen der Leguminosen (S. 271), welche zuletzt von der Pflanze resorbirt und für deren Stickstoffbedarf mit verwerthet werden, bestehen aus Proteïn. Der Gehalt der Pflanzen an Eiweißstoffen ist ein sehr ungleicher, und es ist begreiflich, dass diejenigen Pflanzentheile am reichsten daran sind, in welchen diese Körper als Reservestoffe aufgespeichert sind, also besonders die Samen. Es beträgt z. B. der procentige Gehalt an Eiweißstoffen in Lupinensamen 38,1, in Erbsensamen 22,6, in Weizenkörnern 13,0, in Roggenkörnern 11,0, in Haferkörnern 10,4, in Maiskörnern 10,1, in Gerstenkörnern 10,0; dagegen in Erbsenstroh 6,5, in Lupinenstroh 5,4, in Roggenstroh 3,0, in Kartoffelknollen 2,1, in Runkelrüben 1,0. Sehr reich an Eiweißstoffen sind die Pilze; es enthalten davon z. B. Trüffeln 35,0, Champignon 24,8 Proc.

Die Eiweißstoffe sind stickstoff- sowie schwefelhaltig. Die verschiedenen Eiweißarten sind schwer in reiner Form zu erhalten, weichen aber in ihrer procentischen Znsammensetzung wenig von einander ab; sie enthalten nämlich *C* 52,7 bis 54,5 Proc., *H* 6,9 bis 7,3 Proc., *N* 15,4 bis 16,5 Proc., *O* 20,9 bis 23,5 Proc. und *S* 0,8 bis 2,0 Proc.; doch ist bis jetzt aus diesen Zahlen eine Formel nicht aufstellbar. Die Reactionen, welche für die Proteïnkörper angegeben werden, sind nicht für alle Fälle zutreffend, was wohl mit der verschiedenen Art der Albuminate zusammenhängen mag. Zu den wichtigsten Reactionen gehören die Braunfärbung mit Jod, die Gelbfärbung beim Kochen mit Salpetersäure (Xanthoproteïnreaction), die rothe Färbung mit salpetrigsäurehaltiger Lösung von Quecksilbernitrat (Millon's Reagens), die violette Färbung mit alkalischer Kupfersulfatlösung, die purpurrothe mit Alloxan und die Eigenschaft, Farbstoffe aus deren Lösungen zu absorbiren und zu speichern. Von den physikalischen Eigenschaften ist besonders die Unfähigkeit durch Membranen zu diffundiren, also der Colloidcharakter der Proteïnkörper von Wichtigkeit, womit die Ungeeignetheit dieser Körper, als Wanderungs-

stoffe in der Pflanze zu dienen (S. 610), und somit der Umstand zusammenhängt, dass wahrscheinlich überall, wo eine Ueberführung von Eiweißstoffen aus einer Zelle in eine andere und aus einem Organe in ein anderes nöthig ist, eine Rückbildung derselben in Amide erfolgt und ebenso die Eiweißstoffe erst am Orte, wo sie gebraucht werden, aus Amiden hervorgehen (S. 616). Im Einklange damit steht auch die Thatsache, dass man die Eiweißarten durch Säuren oder Barytwasser spalten kann in Ammoniak, Kohlensäure und Amidosäuren. Die Frage, inwieweit bei der Athmung die Eiweißstoffe mit in die Zersetzung gezogen werden, ist S. 498 besprochen worden.

Die Chemie unterscheidet folgende Arten von vegetabilischen Eiweißstoffen.

A. Die verdaulichen Eiweißstoffe, welche alle darin übereinstimmen, dass sie im thierischen Organismus verdaut werden, indem sie entweder schon in Wasser löslich oder durch Pepsin (S. 635) auflösbar sind. Durch das letztere werden sie in Peptone verwandelt. Diese haben viele Aehnlichkeit mit den Eiweißstoffen, unterscheiden sich aber von ihnen dadurch, dass sie in Wasser leicht löslich sind, durch vegetabilische Membranen rasch diffundiren, beim Erhitzen nicht coaguliren und auch durch die meisten Reagentien, welche Eiweiß niederschlagen, nicht mehr gefällt werden. Auch in den Pflanzen sind peptonähnliche Körper gefunden worden; besonders von SCHULZE und BARBIERI in Keimpflanzen. Sie färben sich mit alkalischer Kupfersulfatlösung roth. Vielleicht beruht die violette Färbung, welche besonders die Vegetationspunkte von Wurzeln etc. mit diesem Reagens annehmen, auf der Gegenwart von Peptonen neben Eiweißstoffen.

1. Das Pflanzeneiweiß oder Phytoalbumin, in reinem Wasser löslich, durch Chlornatrium nicht fällbar, durch Erhitzen auf 70 bis 75° C. gerinnend (coagulirend), ebenso durch Mineralsäuren, findet sich in allen Pflanzensäften, also wahrscheinlich nicht bloß als Bestandtheil des Protoplasmas, sondern auch im Zellsafte.

2. Pflanzliche Globuline, in Wasser unlöslich, aber in verdünnten Lösungen neutraler Alkalisalze löslich, in ihren Lösungen bei 75° C. coagulirend. Man kennt hauptsächlich zwei Arten:

a. Pflanzen-Vitellin, welches in Kochsalzlösung jeder Concentration löslich ist, und namentlich aus pulverisirten Samen verschiedener Pflanzen durch jenes Lösungsmittel gewonnen worden ist. Es scheinen verschiedene Arten dieser Körper in den einzelnen Pflanzenarten vorzukommen. Wegen ihrer Löslichkeit in Kochsalzlösung hat man die in verschiedenen Pflanzen auftretenden Krystalloide (S. 46) für krystallisirendes Pflanzen-Vitellin betrachtet. Auch künstlich hat man aus verschiedenen Oelsamen durch Ausziehen mit Kochsalzlösungen krystallisirendes Eiweiß erhalten.

b. Pflanzen-Myosin, dem Myosin in den Muskelfasern der Thiere sehr ähnlich, nur in verdünnter (10 procentiger) Kochsalzlösung löslich, in concentrirter unlöslich, kommt neben dem vorigen in den Samen vor, findet sich aber mit demselben wahrscheinlich in jedem Protoplasma.

Was man bisher Pflanzencaseïne oder Käsestoffe nannte, soll nach WEYL in den frischen Samen nicht enthalten, sondern erst Zersetzungsproduct der Globuline durch die bei der Darstellung angewandten Säuren oder Alkalien sein. Sie sind in Wasser und Alkohol unlöslich, aber durch verdünnte Kalilauge oder Lösungen phosphorsaurer Salze auflösbar und aus der Lösung durch Säuren in käsigen Flocken abscheidbar. Sie enthalten außer Schwefel auch Phosphorsäure und werden desshalb als Phosphorsäure-Verbindungen angesehen. Da sie in sehr großer Menge aus den Samen gewinnbar sind, so müssen sie, beziehendlich die Globuline den Hauptbestandtheil der Aleuronkörner ausmachen. Es giebt verschiedene Pflanzencaseïne: das Glutencaseïn oder Kleberkäsestoff, der in Alkohol unlösliche Bestandtheil

des Klebers aus den Weizen- und Roggenkörnern, das Avenin in den Haferkörnern, das Legumin in den Samen der Leguminosen, wo es bis zu 20 und 30 Procent ausmacht, Conglutin, Vicin, Convicin, neben Legumin in anderen Leguminosen.

3. Die Kleberproteïnstoffe. Was man seit langer Zeit als Kleber oder Gluten bezeichnet, ist ein Gemenge verschiedenartiger Proteïnstoffe, welche hauptsächlich für die Getreidekörner charakteristisch sind, in denen sie als Reservestoffe zusammen mit Stärkemehl in den Endospermzellen (S. 605) enthalten sind, z. B. im Weizenmehl zu 11 bis 16 Proc. In Wasser ist der Kleber unlöslich, bildet aber damit eine zähe knetbare Masse. Er enthält zunächst einen in Alkohol unlöslichen Körper, das schon genannte Glutencaseïn, welches zu den Caseïnen gehört. Die eigentlichen Kleberstoffe sind in 60- bis 70procentigem Alkohol und in angesäuertem alkoholischem Wasser löslich. Beim Erkalten der alkoholischen Lösung scheidet sich das Glutenfibrin, Kleberfaserstoff oder Pflanzenfibrin ab; in Lösung bleiben zwei Körper: das Gliadin oder Pflanzenleim, eine in Wasser quellende schleimige, in Alkohol leicht lösliche Substanz, die im Weizenkleber, nicht aber im Gersten- und Roggenkleber vorkommt, und das Mucedin, ebenfalls eine schleimige Substanz, die in Wasser größere Löslichkeit als jene besitzt und von 90 procentigem Alkohol flockig gefällt wird. Uebrigens ist die Natur der Kleberstoffe noch nicht genügend aufgeklärt; nach Weyl und Bischoff ist es sogar wahrscheinlich, dass sie nicht fertig gebildet im Mehle vorkommen, sondern unter dem Einflusse des Wassers aus einer kleberbildenden Substanz (Pflanzen-Myosin) durch Einwirkung eines Fermentes entstehen.

B. Die unverdaulichen Eiweißstoffe. Hierher gehören

4. die Nucleïne. Diese zuerst von Miescher isolirten Körper sind als Bestandtheile der Zellkerne (S. 24) von besonderer Wichtigkeit. Sie lassen sich dadurch isoliren, dass man thierische oder pflanzliche Zellen der Verdauung unterwirft oder mit Pepsin behandelt, wobei sie ungelöst zurückbleiben. Sie werden durch den Magensaft bei Blutwärme nicht verdaut, sind also zur thierischen Ernährung ungeeignet. Sie sind durch ihren Gehalt an Phosphorsäure bemerkenswerth, außerdem giebt es schwefelfreie und schwefelhaltige Nucleïnarten. Sie sind unlöslich in Wasser und in verdünnten Mineralsäuren, leicht löslich in Alkalien. Beim Kochen mit Wasser oder verdünnten Säuren liefern sie als Spaltungsproducte Eiweiß, Phosphorsäure und die Basen Guanin, Xanthin, Hypoxanthin. Nucleïne sind vielleicht nicht bloß in den Zellkernen, sondern auch in protoplasmatischen Gebilden, wie in den Chlorophyllkörpern, Leukoplasten und vielleicht auch im Protoplasma selbst vorhanden. Nach Miescher ist ein Theil des Nucleïns in Sodalösung löslich; er ist stickstoff-, schwefel- und phosphorhaltig, ein anderer Theil ist darin unlöslich. Wie übrigens auf Grund der mikroskopischen Erscheinungen des Zellkernes seine chemische Natur bisher gedeutet wurde, ist oben S. 26 ff. nachzusehen. Die Menge des Nucleïns gegenüber den anderen Stickstoffverbindungen zeigt, wie Klinkenberg und Stutzer nachwiesen, bei den verschiedenen Pflanzen Ungleichheiten. Z. B. ist in den Sojabohnen 4,29 Proc., im Reismehl 20,66 Proc. Nucleïnstickstoff vorhanden; von 100 Theilen Gesammtstickstoff kommen bei Schimmelpilzen 19,86 auf Amide, Peptone etc. 39,39 auf Eiweißstoffe, 40,75 auf Nucleïn; bei Hefe sind die entsprechenden Zahlen 10,11, 63,80, 26,09.

Aus Fäulnissbakterien gewann Schaffer durch Digeriren mit Kalilauge und Ausfällen mit Salzsäure und concentrirter Kochsalzlösung ein schwefelfreies Albuminat, Mykoproteïn genannt.

Literatur. Ritthausen, Die Eiweißkörper der Getreidearten etc. Bonn 1872. — Journ. f. prakt. Chemie. Bd. 23. pag. 481; Bd. 24. pag. 202, 221, 257; Bd. 25. pag. 130, 137; Bd. 26. pag. 422, 440 u. 504. — Grübler, Daselbst. Bd. 23. pag. 97. — Miescher, Hoppe-Seyler, medic.-chem. Untersuchungen. 1871. 4. Heft. — Schulze und Barbieri, Landwirthsch. Versuchsstationen. 26. Bd. pag. 239 u. Chemisch. Centralbl. 1881. pag. 714. — Weyl, Zeitschr. f. physiol. Chemie. I. (1877). pag. 72. — Weyl und Bischoff, Berichte d. deutsch. chem. Ges. XIII. pag. 367. — Klinkenberg, Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1882. pag. 155 und 566. — Stutzer, Daselbst. pag. 572.

— Kossel, Daselbst. 1882. pag. 422 und 1883. pag. 7. — Schaffer, Journ. f. prakt. Chem. Bd. 23. pag. 302.

VII. Die Fermente.

§ 96. Stoffe, welche die Fähigkeit besitzen, durch ihre bloße Gegenwart gewisse andere chemische Verbindungen zu zerlegen, ohne dabei sich selbst zu verändern, werden als Fermente bezeichnet. Dass es gewisse niedere Organismen giebt, welche solche fermentative Thätigkeit ausüben, haben wir S. 506 kennen gelernt. Es giebt aber auch isolirbare chemische Verbindungen, welche als Fermente wirken; jene bezeichnet man als organisirte oder geformte Fermente, diese als unorganisirte oder ungeformte. Einige Stoffumsetzungen in den Pflanzen werden durch solche ungeformte Fermente bewirkt, denn es lässt sich ein Körper isoliren, welcher außerhalb der lebenden Pflanze dieselbe Umwandlung bewirkt. Diese Fermente sind, weil sie in geringer Menge vorkommen und schwer sich rein darstellen lassen, noch ungenau bekannt; doch scheinen es stickstoffhaltige, den Eiweißstoffen nahe verwandte Verbindungen zu sein, sie werden jetzt auch zu den Albuminoiden gerechnet. Abweichend von der gewöhnlichen Auffassung nimmt Wigand an, dass auch hier keine ungeformten Fermente, sondern Organismen, nämlich Bakterien das Wirksame seien, die unmittelbar durch eine Anamorphose des Protoplasmas, nämlich der Mikrosomen desselben (S. 18) entstehen sollen, so dass also auch die Fermentthätigkeiten im lebenden Organismus durch Bakterien bewirkt würden. Doch kann diese mit unseren fundamentalsten Sätzen im Widerspruch stehende Behauptung als erwiesen nicht betrachtet werden.

1. Die Diastase, das stärkeumbildende Ferment. In jeder Zelle, wo vorhandene Stärkemehlkörner aufgelöst, also in Glykose übergeführt werden, geschieht dies durch das vorgenannte Ferment. Früher nur in den keimenden Getreidekörnern bekannt, ist dasselbe namentlich durch Baranetzky und Krauch in den Auszügen sehr vieler keimenden Samen, keimender Kartoffeln, Rüben, Baumknospen und anderen vegetativen Theilen nachgewiesen worden. Es scheint manchmal erst bei der Keimung gebildet zu werden, denn in ruhenden reifen Samen mancher Pflanzen und in ruhenden Kartoffelknollen hat es sich nicht gefunden, während wieder bei andern Pflanzen es auch im ungekeimten Samen bemerkt wurde. Es ist daher gerechtfertigt, alle Lösung von Stärke in der Pflanze auf Diastase zurückzuführen. Freilich konnte Krauch in der Birke trotz Stärkeumwandlung zu keiner Zeit Diastase nachweisen; möglicherweise ist dieselbe aber in solchen Fällen bei Herstellung der Auszüge unwirksam geworden. Es ist noch unentschieden, ob die Diastase eine aus Eiweißkörpern hervorgegangene Verbindung ist oder ob gewisse Eiweißkörper selbst diastatische Wirkung haben; nach Brown und Heron sinkt die diastatische Wirksamkeit eines Malzauszuges um so mehr, je mehr Eiweiß durch Erwärmen coagulirt wird, und erlischt ganz wenn durch Erhitzen auf 80 bis 85° C. oder durch Filtriren durch poröse Thonzellen die gerinnungsfähigen Eiweißstoffe entfernt werden. Doch kann nach Hüppe trockene Malzdiastase bis auf 158° C. erwärmt werden, ohne ihre Wirkung einzubüßen. Die aus der Pflanze extrahirte Diastase wirkt nach Baranetzky nicht bloß auf Stärkekleister, sondern löst auch intacte Stärkekörner in der gleichen Weise wie in der Pflanze auf (Fig. 27. S. 54), allerdings je nach Stärkearten bald schneller bald langsamer. Das Stärkemehl wird dabei in Zucker und Dextrin unter Wasseraufnahme gespalten; außerdem entsteht auch Maltose und durch Spaltung

derselben Traubenzucker. Bei dieser Wirkung ist erstens eine mäßig saure Reaction der Flüssigkeit fördernd, während neutralisirtes Malzextract eine geringere, alkalisches gar keine Wirkung hat; Ameisensäure wirkt dabei günstiger als Salzsäure, Essigsäure oder Citronensäure. Nach MÜLLER-THURGAU übt die Temperatur einen Einfluss; darnach ist die Energie der Wirkung bei den Temperaturen von 0, 10, 20, 30, 40° C. durch je folgende Zahlen ausdrückbar: 7, 20, 38, 60, 90. Nach demselben Forscher wirken auch Gegenwart von Kohlensäure, was schon DETMER gezeigt hatte, sowie höherer Druck beschleunigend.

2. Das Invertin, dasjenige Ferment, welches den Rohrzucker in Dextrose und Lävulose spaltet, also in gährungsfähige Zuckerarten invertirt. Viele Pilze, besonders Hefe- und Spaltpilze scheiden, wie wir S. 511 gesehen haben dieses Ferment aus. Ob dasselbe auch in höheren Pflanzen, wo ja thatsächlich Rohrzucker in Glykose verwandelt wird, vorkommt, ist noch zweifelhaft; denn es sind zwar an ausgepressten Säften einiger höheren Pflanzen invertirende Wirkungen beobachtet worden, doch ist dabei der Verdacht, dass invertirende Spaltpilze in den Auszügen entstanden sind, nicht ausgeschlossen. MÜLLER-THURGAU bestimmte die Wirkung des Invertins bei den Temperaturen 0, 10, 20, 30, 40° C. zu je 9, 19, 36, 63, 93; auch fand er, dass mit steigender Concentration des vorhandenen Rohrzuckers die Wirkung etwas schwächer wird; beträchtlicher aber ist die Verzögerung durch zunehmende Concentration des gebildeten Invertzuckers.

3. Das Pepsin, dasjenige Ferment, welches Eiweißstoffe in lösliche Verbindungen, sogenannte Peptone umwandelt und im thierischen Körper bekanntlich die wichtigste Rolle bei der Verdauung der Eiweißstoffe spielt, ist auch im Pflanzenreiche, besonders in den Secreten der insektenfressenden Pflanzen (S. 561) nachgewiesen; auch sind peptonisirende Wirkungen von Bakterien bekannt (S. 512). Nach KRUKENBERG enthalten auch die Plasmodien von Aethalium septicum ein solches Ferment. Das angebliche Vorkommen in manchen Samen scheint unrichtig zu sein. Wohl aber enthält, wie WITTMACK sowie WURTZ und BOUCHUT nachgewiesen haben, der Milchsaft von Carica papaya und nach BOUCHUT und HANSEN derjenige von Ficus carica reichlich ein die Fleischfaser lösendes Ferment; außerdem hat der Milchsaft der letztgenannten Pflanze auch diastatische Wirkung und bringt Milch zum Coaguliren. Dagegen konnte HANSEN an Milchsäften mehrerer anderer Pflanzen keine fermentativen Wirkungen entdecken. Das Pepsin wirkt nur in saurer Lösung, während die Milchsaft-Fermente dies auch in alkalischer thun.

4. Fermente, welche gewisse Glykoside in der Pflanze zerspalten. Dahin gehört das Emulsin in den bittern wie in den süßen Mandeln, welches das in den bittern Mandeln enthaltene Amygdalin in Bittermandelöl, Blausäure und Traubenzucker spaltet und welches nach THOMÉ auf die Zellen der Fibrovasalstränge beschränkt sein soll. Ferner das Myrosin in den Senfsamen, durch welches die besonders im schwarzen Senf, auch in Raps und Rübsen enthaltene, an Kali gebundene Myronsäure in Zucker und Senföl gespalten wird.

Literatur. SCHÜTZENBERGER, Die Gährungserscheinungen. Leipzig 1876. — THOMÉ, Ueber das Vorkommen des Amygdalins und Emulsins. Botan. Zeitg. 1865. pag. 240. — ERLENMEYER, Sitzungsber. d. bair. Akad. 1874. pag. 204. — BARANETZKY, Die stärkeumbildenden Fermente. Leipzig 1878. — KRUKENBERG, Untersuchungen d. physiol. Inst. zu Heidelberg. II. pag. 273. — HÜPPE, Chem. Centralbl. 1881. pag. 745. — DETMER, Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Med. und Naturw. 1881. — NÄGELI, Chemische Zusammensetzung der Hefe. Sitzungsber. d. bair. Akad. 1878. pag. 177. — KRAUCH, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1879. pag. 77. — ZULKOWSKY, Chem. Centralbl. 1879. pag. 163. — WITTMACK, Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 19. Febr. 1878. — A. MAYER, Lehre von d. chemischen Fermenten. Heidelberg 1882. — WURTZ und BOUCHUT, Compt. rend. 1879. Bd. 89. pag. 425; 1880. Bd. 90. pag. 1379; Bd. 91. pag. 67. — HANSEN, Fermente und Enzyme. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1885. pag. 253. — MÜLLER-THURGAU, Botan. Centralbl. Bd. 27. 1886. pag. 116. — WIGAND, Das Protoplasma als Fermentorganismus. Forschungen aus dem bot.

Gart. z. Marburg. 3. Heft. 1888. — Weitere Literatur bei PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. I. pag. 282.

VIII. Die Amide.

§ 97. Während man früher die Eiweißstoffe als die vorwiegenden oder alleinigen Träger des Stickstoffes in den Pflanzen betrachtete, hat sich immer mehr gezeigt, dass ganz allgemein ein großer Theil des Stickstoffes in Form von Amiden vorhanden ist, d. h. löslichen und krystallisirenden Verbindungen, die als Derivate von Säuren, in welche die Amidgruppe NH_2 eingetreten ist, zu betrachten sind. Amide sind auch in allen Pflanzen, wo man danach gesucht hat, bis herab zu den Pilzen gefunden worden. Dies steht denn auch damit im Einklange, dass diese Verbindungen jetzt als sehr wichtige Stoffwechselproducte erkannt worden sind, indem sie einerseits wahrscheinlich die ersten Assimilationsproducte der Salpetersäure und des elementaren Sticktoffes (S. 568, 582) und somit die Vorstufe in der Bildung der Eiweißstoffe sind, andererseits aber auch bei der Auflösung der aufgespeicherten Eiweißstoffe wieder entstehen (S. 616) und die hauptsächlichste Form darstellen, in welcher in der Pflanze die stickstoffhaltigen plastischen Stoffe wandern (S. 611), also für die letzteren dasselbe leisten, wie die Glykose für das stickstofffreie Material. In den saftreichen perennirenden vegetativen Organen, wie Rüben, Knollen, Wurzeln, können sie sogar als ein Theil des Reservemateriales fungiren.

Die Amide finden sich aufgelöst im Safte der Zellen hauptsächlich des Grundgewebes, was mit ihrer Bedeutung als Wanderungsstoffe übereinstimmt. Die Erklärung dafür, dass sie in größter Menge in den im Dunkeln sich entwickelnden Sprossen auftreten, wie z. B. in den jungen Trieben des Spargels, der Kartoffeln, der Keimpflanzen von Lupinen etc. ist oben S. 616 gegeben worden. Oft treten verschiedene Amide zusammen auf, aber vielfach können sie sich auch vertreten, so dass bald dieses bald jenes vorherrscht. Das verbreitetste Amid ist das Asparagin ($C_4 H_8 N_2 O_3$), das Amid der Asparaginsäure. Nach SCHULZE kann in den Keimpflanzen der Lupine Asparagin bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmachen, während von zwei anderen Amiden, Leucin und Tyrosin, darin nur sehr geringe Mengen enthalten sind. Dagegen ergab sich in den Keimpflanzen von Kürbis in Procenten der Trockensubstanz 1,75 Glutamin(säure), 0,06 Asparagin, 0,06 Asparaginsäure und 0,25 Tyrosin, wobei die genannten Säuren wahrscheinlich erst bei der Darstellung aus Glutamin und Asparagin sich abgespalten hatten. In den Zuckerrüben finden sich als Amide Glutamin und Betaïn, dagegen weniger Asparagin. In den reifen Kartoffeln kommt im Mittel nur 56,2 Proc. des Stickstoffes auf die Eiweißstoffe, 43,8 Proc. auf nicht eiweißartige Körper, worunter Asparagin vorwiegt. In den Knollen von Dahlia finden sich nach LEITGEB Asparagin und Tyrosin. In den vegetirenden oberirdischen Pflanzentheilen kommt nach KELLNER mindestens 1/8, oft ein größerer Theil des Gesammtstickstoffes auf Amide, unter denen hier Asparagin und Glutamin am häufigsten zu sein scheinen; doch haben BORODIN und Andere hier auch Leucin und Tyrosin nachgewiesen. SCHULZE fand das sonst nur in der Allantoisflüssigkeit und im Harn der Rinder bekannte Allantoin neben Asparagin in jungen Sprossen verschiedener Holzpflanzen. Bei niederen Pilzen hat man bis jetzt Asparagin und Glutamin nicht, wohl aber Tyrosin und Leucin gefunden. Endlich sind auch die vorwiegend thierischen Amidverbindungen Xanthin, Hypoxanthin und Guanin in niederen Pilzen, desgleichen von SCHULZE und BOSSHARD auch in jungen Kartoffelknollen, Zuckerrüben, Lupinen- und Kürbiskeimlingen etc. nachgewiesen worden.

Literatur. Schützenberger, Compt. rend. 1874. Bd. 78. pag. 493. — Borodin, Botan. Zeitg. 1878. pag. 801 und 1882. pag. 591. — Botan. Centralbl. 1884. Bd. 17. pag. 102. — Leitgeb, Der Gehalt der Dahlia-Knollen an Asparagin und Tyrosin. Mittheil. des bot. Inst. Graz 1888. pag. 215. — Müntz, Ann. de chim. et de phys. 1876. 5. sér. Bd. 8. pag. 61. — Nägeli, Sitzungsber. d. bair. Akad. 4. Mai 1878. — Kellner, Landwirthsch. Jahrb. 1879. pag. 245. — Schulze, Landwirthsch. Versuchsstationen. 1878. pag. 86. — Landwirthsch. Jahrb. 1879. pag. 12. — Berichte d. deutsch. chem. Ges. 1881. pag. 1602. — Journ. f. prakt. Chemie. 1882. pag. 145. — Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1885. pag. 420.

IX. Die Oele. Fette und Wachsarten.

§ 98. Diese Stoffe zeigen das bekannte eigenartige Verhalten, dass sie sich mit Wasser nicht mischen, sondern auf demselben schwimmen, sind aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff zusammengesetzt, ohne Zersetzung nicht flüchtig und als salzartige Verbindungen, nämlich größtentheils als Ester des Glycerins aufzufassen, in denen eine Säure aus der Reihe der Fettsäuren, und zwar eine der höheren Fettsäuren vorhanden ist, nämlich Palmitinsäure, Stearinsäure oder Oelsäure. Den Glycerinester der ersteren nennt man kurzweg Palmitin, den der zweiten Stearin, den der letzten Oleïn. Palmitin und Stearin sind bei gewöhnlicher Temperatur fest, Oleïn flüssig, so dass der Aggregatzustand des Gemisches durch das Zurücktreten oder Vorwiegen des flüssigen Esters bedingt wird; die flüssigen werden als fette Oele, die festen und halbfesten als Fette bezeichnet; in der That treten diese Körper in der Pflanze immer als Gemisch auf.

Die physiologische Bedeutung der Oele und Fette ist in erster Linie diejenige von Reservestoffen, als welche sie in größter Menge in Samen und in Sporen, zum Theil aber auch in vegetativen Organen in der Winterruhe vorhanden sind (S. 601). Kleine Mengen von Fett scheinen freilich im Protoplasma vielleicht aller Zellen vorhanden zu sein (S. 14). Der Bildungsort dieser Stoffe ist immer das Protoplasma (S. 58). Die in den Reservestoffbehältern sich ansammelnden Quantitäten von Oelen oder Fetten entstehen hier aus einwandernder Glykose und wandeln sich bei der Keimung wieder in Kohlenhydrate zurück, indem sie dann das Hauptmaterial für das Wachsen der Zellhäute liefern (S. 602).

Die flüssigen Oele finden sich meist in den Früchten der Oelpflanzen; zu ihnen gehören besonders: Baumöl oder Olivenöl in den Früchten des Oelbaumes, Rapsöl, wovon die Rapssamen 50 % enthalten, Leinöl, zu 35 % in den Leinsamen, Hanföl, in den Hanfsamen zu 30 %, Mohnöl, wovon 45 % in den Mohnsamen vorhanden, Wallnussöl in den Wallnüssen zu 55 %, etc. Manche Samen liefern halbfeste Fette, wie diejenigen von Theobroma die Cacaobutter, diejenigen von Myristica die Muskatbutter, verschiedene Palmenkerne die Palmenfette etc.

Die meisten Wachsarten sind bei gewöhnlicher Temperatur wirklich feste Fette. Sie stellen Ester einwerthiger Alkohole dar, in denen Cerotinsäure oder Palmitinsäure vorhanden ist. Ihr Entstehungsort ist die Cuticula (S. 133) und ihre physiologische Bedeutung diejenige von Secreten auf der Oberfläche der Pflanzentheile, welche schützend vor Benetzung oder vor zu starker Transpiration wirken sollen (S. 334).

Zu den fettartigen Körpern gehört auch der in der Zellhaut der Korkzellen (S. 80) enthaltene Korkstoff oder das Suberin und das damit verwandte Cutin, die Cutose oder Cuticularsubstanz, welche in der Cuticula vorkommt (S. 80); denn diese Stoffe lassen sich durch kochende Alkalien verseifen und dadurch aus der Zellhaut entfernen. KÜGLER*) hat auf diese Weise gezeigt, dass das Suberin von Quercus suber aus den Glycerinestern der Stearinsäure und einer neuen Säure, der Phellonsäure besteht; und zwar sind in dem Korke 40 Procent des Säuregemisches und 2.5 Procent Glycerin, außerdem auch Wachs, Cellulose, Gerbsäure, Phlobaphene etc. enthalten. Aus der Cutose hat URBAIN**) zwei Fettsäuren, Stearocutinsäure und Oleocutinsäure isolirt. Die wichtigen physikalischen Eigenschaften, welche verkorkten und cuticularisirten Zellhäuten zukommen und für die Regulirung der Transpiration von Wichtigkeit sind, haben wir S. 334 besprochen.

X. Die ätherischen oder flüchtigen Oele.

§ 99. Hierher gehören alle diejenigen ölartigen Stoffe, welche zum Unterschied von den fetten Oelen unzersetzt flüchtig sind. Sie sind es, welche die mannigfaltigen Gerüche und den gewürzhaften Geschmack der Pflanzen bedingen. Aus diesem Grunde ist es wohl auch gerechtfertigt, sie physiologisch in eine Klasse zu vereinigen, während sie chemisch als sehr heterogene Verbindungen erkannt sind. Sie stellen sehr kohlenstoffreiche Körper dar, welche alle als Endproducte des Stoffwechsels, als Secrete auftreten, sei es als Oberhautsecretionen in den S. 141 ff. unter dem Namen Drüsen beschriebenen Organen, sei es als innere Secretionen in besonderen Zellen oder in intercellularen Secretbehältern (S. 212 und 217). Dass sie in diesen Organen aus zugeleitetem plastischem Material entstehen müssen, ist klar; doch ist näheres über ihre Bildung nicht ermittelt; an den citirten Orten wurde erwähnt, dass sie bald im Innern der betheiligten Zellen vorgebildet sind, bald in der Zellhaut und wohl zum Theil durch Metamorphose derselben entstehen.

I. Sauerstofffreie ätherische Oele oder Kohlenwasserstoffe.

A. Terpene, von der Formel $C_{10}H_{16}$.

1. Pinen, der Hauptbestandtheil des deutschen und amerikanischen Terpentinöls, welches für die Pinus-Arten charakteristisch (S. 217) und je nach der Herkunft linksdrehend (deutsches, französisches und venetianisches) oder rechtsdrehend (z. B. australisches) ist, ferner des Wachholderöls, des Eucalyptusöls, des Salbeiöls etc.

2. Rechts-Limonen, Hesperiden, Citren oder Carven, der Hauptbestandtheil des Pomeranzenöls, Dillöls, Kümmelöls etc. und mit Pinen gemischt im Citronenöl.

3. Links-Limonen, neben Links-Pinen im Fichtennadelöl.

4. Sylvestren, der rechtsdrehende Hauptbestandtheil des schwedischen und russischen Terpentinöls.

*) Das Suberin von Quercus suber. Straßburg 1884.

**) Ann. agronom. IX. 1883, pag. 529.

5. Kautschuk, Federharz, Gummi elasticum, ein Hauptbestandtheil der Milchsäfte (S. 597), in denen es in Form sehr kleiner Kügelchen suspendirt ist, die beim Eintrocknen sich zu einer erhärtenden elastischen Substanz vereinigen. Verwandt ist die Guttapercha, aus dem Milchsaft von Isonandra gutta, aber durch Sauerstoffgehalt unterschieden.

B. Cymol, von der Formel $C_{10}H_{14}$, besonders im Römisch-Kümmelöl in den Früchten von Cuminum cyminum.

II. Sauerstoffhaltige ätherische Oele.

Hierher gehören besonders die Kampherarten, welche sich von den Kohlenwasserstoffen durch Gehalt an Sauerstoff und besonders dadurch unterscheiden, dass sie fest sind, in physiologischer Beziehung aber jenen analog sind. Die wichtigsten sind:

1. Der Japankampher, $C_{10}H_{16}O$, in Laurus camphora.
2. Der Borneokampher, $C_{10}H_{18}O$, in Dryobalanops camphora.
3. Das Menthol oder der Menthakampher, $C_{10}H_{20}O$, der Hauptbestandtheil des Pfefferminzöls.

Manche andere sauerstoffhaltige ätherische Oele gehören anderen Klassen von Stoffen an; zu den Phenolen das Thymol, welches im Thymianöl, und das Carvol, welches im Kümmelöl mit Terpenten zusammen vorkommt; zu den aromatischen Aldehyden das Zimmtaldehyd, der Hauptbestandtheil des Zimmtöls; ferner der kampherartige Körper Cumarin in Asperula odorata, Anthoxanthum odoratum, in den Tonkabohnen etc.

III. Schwefelhaltige ätherische Oele.

Als in der Pflanze fertig gebildete Verbindungen dieser Art sind zu nennen das Knoblauchöl oder Allylsulfid $(C_3H_5)_2S$ in Allium sativum und manchen Cruciferen, wie Thlaspi arvense etc., sowie das Vinylsulfid, $(C_2H_3)_2S$ in Allium ursinum. Durch Fällung von Schwefelsilber mittelst Silbernitrat konnte Voigt*) als Sitz des Oels in den Allium-Arten die Epidermis und Gefäßbündelscheide in den Stengeln und Blattorganen, die Wurzelhaube und die Durchlasszellen der Wurzelendodermis, sowie Frucht- und Samenschale nachweisen, was auf die Bedeutung als Schutzmittel gegen Thierfraß hinzuweisen scheint. Dagegen entsteht das Senföl, Allylsenföl, $CS:N.C_3H_5$ im Samen des schwarzen Senfs erst durch Spaltung des darin enthaltenen Glykosides Myronsäure.

XI. Die Harze.

§ 100. Die Harze sind amorphe, spröde, glasglänzende Massen von muscheligem Bruch, welche in Wasser unlöslich, dagegen in Alkohol, Aether und Terpentinöl löslich sind und welche meist Oxydationsproducte der ätherischen Oele darstellen, mit denen sie daher auch das Vorkommen in der Pflanze theilen. Oft sind sie sogar in ihren ätherischen Oelen gelöst; solche Mischungen heißen Balsame. Oder sie kommen mit Gummi oder Schleim gemengt als sogenannte Gummi- oder Schleimharze vor. Harze, Balsame und Schleimharze sind wie die ätherischen Oele Secrete und meist in besonderen Secretbehältern (S. 216—219) eingeschlossen, aus denen sie bei Verletzungen ausfließen und als conservirender Wundbalsam die Wunden bedecken (S. 596).

Das Fichtenharz hat das gleiche Vorkommen wie das Terpentinöl, dessen Oxydationsproduct es ist; in den Coniferen ist es daher immer mit Terpentinöl gemengt. Dieses Gemenge heißt Terpentin; im reinen, vom Oel befreiten Zustande stellt es das Colophonium dar.

*) Jahrb. d. Hamburg. Wissensch. Anstalten. 1888. pag. 87.

Viele eigenthümliche Harze und Balsame stammen von verschiedenen Bäumen der Tropenländer; dahin gehören Mastix, Copal, Dammarharz, Guajakharz, Gummilack, Elemiharz, Copaivabalsam, Perubalsam, Tolubalsam, Storax, Benzoë, Drachenblut etc.

Zu den Schleimharzen gehören Weihrauch, Myrrha, Asand, Gummigutti, Euphorbienharz, Ammoniakgummi etc.

XII. Die Gallenstoffe.

§ 101. Das Cholesterin, $C_{26} H_{44} O$, früher nur als Bestandtheil der Galle und anderer thierischer Stoffe bekannt, ist zuerst von Beneke aus Erbsen, später aus vielen anderen Samen abgeschieden worden, ein fettähnlicher, krystallisirender, bei höherer Temperatur schmelzender und unzersetzt sublimirender Körper. Vielleicht ist das pflanzliche Cholesterin von dem thierischen verschieden; Hesse nennt es Phytosterin, Reinke und Rodewald das aus dem Plasmodium von Aethalium septicum dargestellte Paracholesterin. Schulze und Barbieri fanden, dass in den Keimpflanzen der Lupinen der Gehalt an Cholesterin größer ist als im ungekeimten Samen, und dass dasselbe in den am Lichte sich entwickelnden Pflanzen bis auf ein Minimum verschwindet; sie sehen daher mit Hoppe-Seyler darin ein Spaltungsproduct der Eiweißstoffe, gleich den Amiden.

Literatur. Beneke, Verbreitung von Gallenbestandtheilen in thierischen und pflanzlichen Organismen. Gießen 1862. — Hoppe-Seyler, Physiologische Chemie. Berlin 1881. pag. 81. — Reinke, Liebig's Ann. d. Chemie. 1881. pag. 229. — Hesse, Daselbst. 1882. pag. 283. — Schulze und Barbieri, Journ. f. prakt. Chemie. 1882. pag. 159.

XIII. Die Farbstoffe.

§ 102. Unter dieser Bezeichnung fasst man alle farbigen Substanzen der Pflanze zusammen, die jedoch ihrer chemischen Natur nach sehr mannigfaltig, freilich noch ziemlich ungenau bekannt sind. Wir können sie vom physiologischen Standpunkte aus in folgende Klassen bringen:

I. Farbstoffe, welche zur Assimilation in Beziehung stehen. Die eigenthümlichen Organe in den Pflanzenzellen, welche wir S. 32 unter dem Namen Chlorophyllkörper oder Chloroplasten kennen gelernt haben, und welche unter dem Einflusse des Lichtes die Assimilation der Kohlensäure besorgen (S. 535), bestehen im Wesentlichen aus protoplasmatischer Substanz, welche jedoch mit Farbstoffen in Form einer Lösung imbibirt ist. Durch Lösungsmittel kann man diese Farbstoffe extrahiren, und es bleibt dann die farblose protoplasmatische Grundsubstanz der Chloroplasten in der Zelle zurück. Dass diese Farbstoffe an der Assimilation wesentlich betheiligt sind, ist am betreffenden Orte gesagt worden. In den Chlorophyllkörpern sind wohl immer mindestens zwei Farbstoffe zusammen vorhanden, nämlich Chlorophyll, welches der nirgends fehlende und vielleicht vorwiegende Farbstoff ist, und ein anderer, der aber je nach Pflanzenklassen verschieden ist und dessen Anwesenheit man es zuzuschreiben hat, dass die Chloroplasten der

verschiedenen Pflanzen einen von dem Blaugrün des reinen Chlorophylls abweichenden Farbenton oder sogar andere als grüne Farbe haben. Es mag daher physiologisch berechtigt sein, dass wir dieselben hier unter der Bezeichnung Begleitfarbstoffe des Chlorophylls zusammenfassen werden; es ist freilich darüber noch nichts bekannt, ob sie am Assimilationsacte betheiligt sind.

1. Das Chlorophyll, Blattgrün oder Pflanzengrün, der wichtigste und verbreitetste Farbstoff im Pflanzenreiche, welcher die den meisten Pflanzen eigene grüne Farbe bedingt und nur den Pilzen sowie einigen Phanerogamen (S. 553, 555) gänzlich fehlt. Er kann aus den Chlorophyllkörpern der Zelle extrahirt werden durch Alkohol und ähnliche Lösungsmittel. Die alkoholische Lösung zeigt dieselbe grüne Farbe, wie der Pflanzentheil, aus welchem sie gewonnen wurde. Sie enthält aber, aus gewöhnlichen grünen Pflanzentheilen hergestellt, neben dem Chlorophyll noch einen gelben Farbstoff, das unten zu erwähnende Xanthophyll. Von den wechselnden Mengenverhältnissen, in denen diese beiden Farbstoffe in den Chlorophyllkörpern gemischt sind, hängt der ungleiche zwischen Dunkelgrün und Gelbgrün schwankende Farbenton der verschiedenen Pflanzen ab. Das reine Chlorophyll ist nun zwar chemisch noch ungenügend bekannt, jedoch weiß man, dass es eine aus *C*, *H*, *O* und *N* bestehende organische Verbindung und durch die im Folgenden angegebenen besonderen optischen Eigenschaften ausgezeichnet ist, welche auch mit der assimilatorischen Thätigkeit des Chlorophylls in nahe Beziehung gebracht worden sind (S. 540). Das Chlorophyll entsteht immer erst in den Chloroplasten selbst; doch ist es unbekannt, aus welchem Material. Dass Eisen dazu nöthig ist, haben wir S. 592 auseinandergesetzt; doch scheint die Annahme Wiesner's, dass dieses Metall in organischer Verbindung im Chlorophyll enthalten ist, nicht zutreffend. Für die Chlorophyllbildung ist es auch erforderlich, dass die Temperatur innerhalb gewisser Grenzen bleibt. Dagegen kann das Licht nicht als eine nothwendige Bedingung der Chlorophyllbildung angesehen werden; denn wie Sachs zuerst nachgewiesen, bilden die Keimpflanzen der Coniferen in vollständiger Dunkelheit echtes Chlorophyll; ebenso fand ich unter zahlreichen Keimpflanzen von Raps und Sonnenblumen, die im Dunkelschranke gewachsen waren, vereinzelte ergrünt. Allerdings unterlässt die Pflanze in den meisten Fällen im Finstern die Bildung des Chlorophylls, welches ja unter diesen Umständen für sie zwecklos ist; dieser Farbstoff bildet sich im Finstern gewöhnlich in unvollständiger Form, d. h. in einer gelben Modification, welche als Etiolin bezeichnet wird, und in der Zelle durch Lichteinfluss erst in Chlorophyll sich umwandelt. Mit dem Aufhören der Function der Assimilationsorgane wird in der Regel auch das Chlorophyll, gewöhnlich unter Auflösung der Chlorophyllkörper, resorbirt und verschwindet aus den Zellen; dies geschieht daher sowohl vor dem natürlichen Lebensende, als auch wenn in Folge abnormer Einflüsse, wie lange Verdunkelung, Trockenheit, allerlei Krankheiten etc., die Blätter zu außergewöhnlicher Zeit zum Absterben kommen.

Die Gewinnung des reinen Chlorophylls beruht darauf, dass man die alkoholische Lösung der Farbstoffe mit Benzol schüttelt, wobei letzteres das Chlorophyll aufnimmt, während das Xanthophyll im Alkohol zurückbleibt. Um jedoch die im Alkohol löslichen fremden Beimischungen auszuschließen, behandelt Tschirch den alkoholischen Auszug von abgekochten Grasblättern nach dem Eindampfen und Waschen mit Wasser mit rauchender Salzsäure und erhält eine blaue Lösung, die mit viel Wasser gefällt einen braunen flockigen Niederschlag giebt, der nach wiederholtem Behandeln mit Alkohol und Chloroform in schwarzen stahlblau schimmernden Lamellen erhalten wird. Dieser von Tschirch Phyllocyaninsäure genannte Körper geht mit Metallen leicht Verbindungen ein; er ist stickstoffhaltig, aber frei von Eisen und sonstigen Mineralsubstanzen. „Dass die Phyllocyaninsäure", schreibt mir Tschirch, „dem Chlorophyll sehr nahe steht, geht erstlich aus dem Spectrum der salzsauren Lösung und dem der Zinkverbindung hervor, die beide fast vollständig in der weniger brechbaren Spectrumshälfte dem Blattspectrum gleichen; endlich zeigt der Versuch, dass auch die Phyllocyaninsäure ebenso wie ein Blattauszug beim Behandeln mit Zinkstaub in Eisessig in eine nahezu farblose Verbindung übergeht, die in einer Wasserstoffatmosphäre farblos bleibt, beim Zutritt von Luft aber alsbald lebhaft ergrünt. Noch merkwürdiger aber ist es, dass man auch beim Erhitzen der alkoholischen Lösung mit Silberoxyd eine farblose Verbindung erhält, die ebenfalls, aber fast augenblicklich an der Luft wieder ergrünt".

Zu den optischen Eigenschaften des Chlorophylls gehört die Erscheinung, dass eine Chlorophylllösung im auffallenden Lichte blutroth fluorescirt und dass sie von dem durchgehenden Lichte bestimmte Strahlen absorbirt. Die Absorptionsstreifen des Chlorophyllspectrums sind in unserer Fig. 218 S. 540 dargestellt; es verschwinden schon in mäßig verdünnten Lösungen alle violetten und blauen Strahlen und außerdem erscheinen von Roth bis Grün vier Absorptionsbänder; von diesen ist das erste im Roth das charakteristischste, weil es bereits in sehr verdünnten Lösungen oder dünnen Schichten unter allen Absorptionsbändern zuerst sichtbar wird. Aus den verschiedensten Pflanzen gewonnen hat das Chlorophyll immer dieselben optischen Eigenschaften, auch das der Fucaceen, nachdem die dasselbe dort begleitenden Farbstoffe entfernt worden sind.

Das Chlorophyll ist leicht zerstörbar, sowohl in seiner alkoholischen Lösung als auch in den Zellen durch Eingriff chemischer Mittel. Besonders wird es in Berührung mit freien Säuren oxydirt zu einem schmutziggelben oder braunen Farbstoff, Hypochlorin oder Chlorophyllan, welcher dann aus den Chlorophyllkörnern in Form ölartiger Tropfen oder Fäden gleichsam herausschwitzt. Zugleich scheidet sich dabei manchmal ein lebhaft rother Farbstoff, das Erythrophyll ab. Concentrirte Salzsäure spaltet das Chlorophyllan in das blaue Phyllocyanin und das gelbe Phylloxanthin. Durch Reduction des Chlorophyllans mittelst Zinkstaub kann man wieder das Reinchlorophyll gewinnen.

Die absolute Menge von Chlorophyll in den Pflanzen berechnete Sachsse durch directe Gewinnung des Farbstoffes, wonach 125 k frische Blätter noch mehr als 100 g Chlorophyllfarbstoff enthalten müssen. Nach der zuerst von Timirjasew angewandten Methode der spektroskopischen Vergleichung einer Chlorophylllösung mit einer Normallösung von bekanntem Gehalte bestimmte Tschirch, dass in 1 qm Blattfläche 0,15 bis 1 g (2—4 Proc. der aschefreien Trockensubstanz der Blätter) enthalten sein können.

Die Beziehung des Lichtes zur Chlorophyllbildung ist schon durch die obigen Bemerkungen richtig gestellt; die gewöhnliche Auffassung, dass die Erzeugung des Chlorophylls eine directe Lichtwirkung, ein photochemischer Process sei, ist unberechtigt. In im Dunkeln etiolirenden Pflanzentheilen bleibt die Bildung des Chlorophylls etwa ebenso wie diejenige von Cellulose unterdrückt, und so wenig wie die letztere kann auch sie als eine directe Lichtwirkung angesehen werden. Dass die Pflanze des Lichtes nicht bedarf, um Chlorophyll zu bilden, beweisen die ergrünenden Finsterkeimlinge. Uebrigens nehmen die Coniferen hinsichtlich ihrer Fähigkeit, auch im Dunkeln Chlorophyll zu bilden, keineswegs eine exceptionelle

Stellung ein, wie man eine Zeit lang glaubte. Dies geht erstens aus meiner oben erwähnten Beobachtung einzelner ergrünender Angiospermen-Keimpflanzen in absoluter Finsterniss hervor. Zweitens habe ich gezeigt, dass auch bei den Coniferen dies nur auf die Keimpflanzen beschränkt ist, indem die Knospen dieser Bäume im Dunkeln stets völlig etiolirte Triebe liefern. Und drittens hat schon WIESNER darauf aufmerksam gemacht, dass die Keimpflanzen von Larix im Dunkeln regelmäßig etioliren, dass auch bei anderen Coniferen vereinzelte etiolirte unter den ergrünenden vorkommen, und dass selbst die letzteren weniger Chlorophyll besitzen als die im Lichte erwachsenen. Das Vorkommen von grünen Embryonen innerhalb von Samen ist nicht als ein Fall von Chlorophyllbildung ohne Licht zu betrachten; denn die Schalen der betreffenden Samen und Früchte sind für Licht durchlässig, und wenn dieselben während der Reifung mit einer undurchsichtigen Hülle umgeben werden, so bleiben die Embryonen wirklich chlorophylllos. Bei Leguminosen sind die Embryonen kurz vor der Reife intensiv grün gefärbt; beim Eintritt der Trockenreife des Samens wird das Chlorophyll wieder zurückgebildet, um nach der Keimung am Lichte wieder zu erscheinen; bei manchen Pflanzen, wie Salsola, Acer, verbleibt das Chlorophyll dem Embryo auch im trocknen reifen Samen. Die Erscheinung, dass beim Wachsen im Dunkeln die Chlorophyllbildung unterbleibt und die Pflanzen gelb oder bleich aussehen, nennt man Etiolement oder Vergeilen. Man findet dabei in den Zellen die Chromatophoren, aber nicht grün, sondern mit dem oben als Etiolin bezeichneten Farbstoff tingirt, welcher jedoch spektroskopisch schon eine ziemliche Aehnlichkeit mit dem Chlorophyll besitzt. Die Dunkelheit wirkt dabei direct auf die Zelle ein; denn wenn man an einem der Chlorophyllbildung fähigen Pflanzentheile nur ein beliebiges Stück verdunkelt hält, so unterbleibt die Ergrünung nur in diesem, während sie in allen belichteten Partien eintritt. Ergrünen findet schon in einem so schwachen Lichte statt, welches das Lesen kleinen Druckes nicht mehr gestattet. Am schnellsten erfolgt es in einem Lichte mittlerer Intensität, langsamer im directen Sonnenlichte, wie SACHS und FAMINTZIN gezeigt haben. Sämmtliche sichtbaren Strahlen des Spectrums können Ergrünen bewirken, doch erfolgt dasselbe nach WIESNER bei hoher Lichtintensität schneller in den stärker brechbaren blauen und violetten Strahlen, bei geringer Helligkeit am schnellsten in Gelb und Roth; auch sind die ultrarothen Strahlen nicht ohne jeden Einfluss.

Die Abhängigkeit von der Temperatur ist von SACHS erkannt worden; auch trotz der Einwirkung der Lichtstrahlen wird die Chlorophyllbildung gehemmt und die Pflanzen bilden dann nur das gelbe Etiolin; die untere Grenze liegt für Phaseolus multiflorus, Zea mais, Brassica napus bei + 6° C., die obere ungefähr bei + 33° C.

Fälle von spontanem Unterbleiben der Chorophyllbildung d. h. sogenannte Bleichsucht oder Gelbsucht (Chlorose, Albinismus), wo Pflanzentheile, welche normal grün auszusehen pflegen, chlorophylllos bleiben, trotzdem dass alle äußeren Bedingungen der Chlorophyllbildung gegeben sind, kommen bei denjenigen zahlreichen Spielarten von Pflanzen vor, deren Blätter man panachirt nennt, weil dieselben außer grünen Partien weiße Streifen oder Flecken besitzen. Dieser Krankheitszustand wird an einzelnen Individuen total, indem die ganze Pflanze chlorophylllos bleibt, oder an Bäumen manchmal einzelne Triebe ganz chlorotisch sich entwickeln.

Die natürliche Zerstörung des Chlorophylls in der Pflanze ist nichts anderes als eine Theilerscheinung der Entleerung functionslos werdender Organe (S. 609). Darauf beruht die Verfärbung des reifen Strohs und der Baumblätter vor dem herbstlichen Abfallen. Hier verschwinden die Chlorophyllkörper sammt dem grünen Farbstoff in den Zellen. Das werthvolle stickstoffhaltige Material, woraus sie bestehen, wandert aus diesen Zellen aus, um für andere Zwecke wieder nutzbar gemacht zu werden. In den Zellen bleibt aber dabei das das Chlorophyll begleitende Xanthophyll in Form ölartiger gelber Tröpfchen zurück. Unter diesen Gesichtspunkt fällt auch die Zerstörung des Chlorophylls durch dauernde Dunkelheit. Wenn man grüne Blätter tagelang verdunkelt, so zeigen sie dieselbe Auflösung der Chloro-

phyllkörper unter Gelbwerden. Man hat diese Thatsache dahin ausgelegt, dass das Licht nicht bloß zur Erzeugung sondern auch zur Erhaltung des Chlorophylls nöthig sei. Dies ist, wie ich gezeigt habe und mein Schüler Busch näher begründet hat, ein Irrthum. Der Lichtmangel als solcher wirkt nicht zerstörend auf das Chlorophyll; letzteres verschwindet hier nur deshalb, weil die meisten Pflanzen in dauernder Dunkelheit ihre Blätter bald preisgeben und absterben lassen, vorher aber alle brauchbaren Stoffe, darunter eben auch das Chlorophyll, daraus herausziehen. Stirbt ein Organ in constanter Dunkelheit nicht gleich ab, wie es bei den Blättern vieler Wasserpflanzen, z. B. Elodea, desgleichen bei den Coniferen der Fall ist, so bleibt darin auch ebensolange, oft Monate lang das Chlorophyll unverändert. — Etwas anderes ist natürlich die Zerstörung des Chlorophylls im concentrirten Sonnenlicht, die wir S. 248 u. 249 als unmittelbare Folge energischen Sauerstoffeingriffes kennen gelernt haben. Ob unter gewöhnlichen Verhältnissen die Athmung eine Zerstörung des Chlorophylls bewirkt, so dass Zerstörung und Neubildung von Chlorophyll zwei stetig nebeneinander laufende Processe wären, wie Batalin, Askenasy und Wiesner wahrscheinlich zu machen suchten, ist nicht ausgemacht.

Zu erwähnen ist noch die Winterfärbung der immergrünen Pflanzen, insofern sie das Chlorophyll betrifft. Bei Thuja und anderen Coniferen färben sich die Chlorophyllkörper mit Eintritt des Frostes, jedoch nur an der Lichtseite der Zweige, röthlichbraun, um mit Eintritt des Frühlings wieder rein grün zu werden. Es ist dies eine Wirkung sowohl des Lichtes wie der niedern Temperatur. Auch in Frühlingstrieben von Sumpfpflanzen haben oft die Chlorophyllkörper eine röthliche oder bräunliche Farbe. Die Dauersporen vieler Algen verwandeln beim Uebergang in den Ruhezustand ihre grüne Farbe in eine röthliche. Es möchte noch zu entscheiden sein, ob es sich dabei um eine theilweise Zerstörung von Chlorophyll oder um die Bildung eines zweiten besonderen Farbstoffes handelt.

Literatur. Sachs, Lotos 1859. — Flora 1862. pag. 162, 214 und 1864. pag. 497. — Botan. Zeitg. 1862. pag. 366 und 1864. pag. 353. — Mohl, Botan. Zeitg. 1861. pag. 258. — Famintzin, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68. VI. pag. 47. — Batalin, Botan. Zeitg. 1871. pag. 677; 1872. pag. 292 und 1874. pag. 435. — Askenasy, Daselbst. 1875. pag. 460. — Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls. Wien 1877. — Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 69. I. 1874. — Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. Festschr. d. zool. bot. Ges. Wien 1876. — Die heliotropischen Erscheinungen. Wien 1878. — Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870. pag. 27. — G. Kraus, Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart 1872. — Reinke, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 10. 1876. pag. 414. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 265. — Pringsheim, Untersuchungen über das Chlorophyll. Monatsber. d. Berl. Akad. 1876. pag. 7. — Ueber das Hypochlorin. Daselbst. 1879. pag. 20. — Haberlandt, Untersuchungen über die Winterfärbung etc. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 72. I. 1876. pag. 10. — Hoppe-Seyler, Botan. Zeitg. 1879. pag. 875. — Sachsse, Chemie und Physiologie der Farbstoffe etc. Leipzig 1877. — Phytochemische Untersuchungen. Leipzig 1880. — Chemisches Centralbl. 1881. pag. 169. — Timirjasew, Quantitative Analyse des Chlorophylls. Just, Botan. Jahresber. 1881. I. pag. 60. — Elfving, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. I. 1880. pag. 495. — Hansen, Daselbst. 1885. pag. 289; 1887. pag. 426 u. 430. — Die Farbstoffe des Chlorophylls. Darmstadt 1889. — Tschirch, Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin 1884. — Tageblatt d. Naturforscher-Versammlung zu Wiesbaden 1887. pag. 88, zu Heidelberg 1889. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 128. — Busch, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. [25].

2. Die Begleitfarbstoffe des Chlorophylls. Während das Chlorophyll im ganzen Pflanzenreiche identisch ist, sind die dasselbe begleitenden Farbstoffe je nach Pflanzengruppen verschieden. Wir unterscheiden:

a. Das Xanthophyll oder Chlorophyllgelb, in allen eigentlich grün gefärbten Pflanzen, also den Phanerogamen, höheren Kryptogamen und den rein grünen Algen mit dem Reinchlorophyll gemengt und je nach seiner Menge den bald mehr zu Grün bald mehr zu Gelbgrün neigenden Farbenton der Gewächse bedingend; bei der natürlichen Zerstörung des Chlorophylls zurückbleibend in Form ölartiger gelber Tröpfchen, daher die gelbe Herbstfärbung des reifen Strohes und des Baumlaubes verursachend. Das Xanthophyll ist stickstofffrei, in Alkohol löslich, die Lösung fluorescirt aber nicht und hat ein vom Chlorophyll abweichendes Absorptionsspectrum.

b. Die Algenfarbstoffe. Für ganze Algenklassen sind eigenthümliche das Chlorophyll begleitende und daher die eigenartige Färbung dieser Pflanzen bedingende Farbstoffe charakteristisch. Die Rhodophyceen oder Florideen haben in ihren Chlorophyllkörnern zugleich einen in Wasser löslichen rosenrothen Farbstoff, das Phykoerythrin, und sind daher roth gefärbt. Die Phäophyceen sehen dunkelbraun aus, weil in ihren Farbstoffkörpern außer Chlorophyll noch zwei andere Farbstoffe vorkommen, nämlich das in Wasser unlösliche, durch Benzin aus der alkoholischen Lösung abscheidbare goldgelbe Phykoxanthin, welches also dem Xanthophyll der höheren Pflanzen verwandt ist, und das in Wasser lösliche braunrothe Phykophäin. Die braungelbe Farbe der Diatomaceen rührt her von dem mit dem Chlorophyll gemengten Phykoxanthin. Die Phykochromaceen sind durch ein blaugrünes Pigment ausgezeichnet; dieses ist ein Gemenge von Chlorophyll, Phykoxanthin und dem in Wasser löslichen blauen Phykocyan. In manchen Chlorophyllaceen, z. B. Trentepohlia, findet sich, jedoch nicht mit dem Chlorophyll gemengt, sondern als isolirte ölartige Kügelchen, ein rein rother Farbstoff, Chlororufin genannt.

Literatur. Rosanoff, Compt. rend. 6. April 1866. — Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. 1867. — Cohn, Schulze's Arch. f. mikrosk. Anatomie. III. pag. 12. — Askenasy, Botan. Zeitg. 1867. Nr. 29, 30 u. 1869. Nr. 47. — Millardet, Compt. rend. 22. Febr. 1869. — Millardet u. Kraus, Compt. rend. Bd. 66. pag. 505. — Rostafinski, Botan. Centralbl. Bd. 28. pag. 50 u. Botan. Zeitg. 1881. pag. 461. — Schütt, Ueber das Phykoerythrin. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 36 u. 305.

II. Das Anthoxanthin, der rothe Farbstoff der meisten hochrothen Früchte und der rothen Fructificationsorgane der Characeen und Moose.

Wie das Chlorophyll, ist das Anthoxanthin an protoplasmatische Chromatophoren gebunden, wird durch Alkohol extrahirt und zeigt in der Lösung ein dem Chlorophyll ähnliches Spectrum. Dass es theils durch Umwandlung von Chlorophyll, theils direct gebildet wird, haben wir S. 42 besprochen; Licht ist zu seiner Erzeugung nicht nöthig; einmal gebildet wird es nicht weiter verwerthet.

In wieweit der Farbstoff der röthlichen oder braunen Chromatophoren, welche in chlorophylllosen Phanerogamen die Chlorophyllkörner vertreten, mit dem Anthoxanthin verwandt oder mit Chlorophyll in Beziehung steht, ist noch unbekannt. Nach Lindt*) soll derjenige von Neottia nidus avis durch reducirende Mittel, Erhitzen oder Alkohol in Chlorophyll sich umbilden.

III. Das Blumengelb, Xanthin, in den gelben Blumen (S. 40) ist ebenfalls an Chromatophoren gebunden, entsteht aber nicht aus Chlorophyll und ohne Lichteinfluss, ist nach Hansen**) ein Lipochrom, d. h. ein fettartiger, in Wasser unlöslicher, in Alkohol löslicher Körper.

Es giebt nach Hansen noch einen anderen gelben, in Wasser löslichen Farbstoff, der in den Zellsäften gelöst ist, in den Blüthen von Dahlia und in den Citronenschalen; sein Spectrum zeigt keine Bänder, nur Absorption des blauen Endes.

*) Botan. Zeitg. 1885. pag. 825.

**) Die Farbstoffe der Blüthen und Früchte. Würzburg 1884. Vgl. auch Courchet, Recherches sur les chromoleucites. Ann. des sc. nat. 7. sér. Bd. VII. pag. 263.

Die ziegelrothe Farbe der Blumenblätter von Papaver rhoeas beruht auf rothem Zellsaft (S. 646) und gelben Lipochromkörnern.

IV. Die Anthocyane, in Wasser lösliche und daher in den Zellsäften gelöst auftretende, in den Nuancen von Roth durch Violett bis Blau schwankende Farbstoffe (S. 65), die besonders unter den Phanerogamen allgemein verbreitet sind. Ueber die chemische Natur derselben ist noch nichts bekannt; doch sind die Umstände und Bedingungen ihres Auftretens so mannigfaltig, dass wahrscheinlich verschiedene Arten dieser Farbstoffe unterschieden werden müssen, wenn auch die bald mehr rothe bald mehr blaue Farbe auf die Acidität oder Alkalinität des Zellsaftes zurückzuführen sein wird. Wir unterscheiden:

1. Das Roth oder Blau vieler Früchte, wie Kirschen, Pflaumen, Weinbeeren, Heidelbeeren etc.

2. Das Roth, Violett oder Blau vieler Blumen, welches so wie das vorige durch Anhäufung auch bis zu fast schwarzer Farbe der betreffenden Theile sich steigern kann. Manche Boragineen, wie Pulmonaria und Echium, blühen roth auf und werden dann blau, wahrscheinlich wegen Veränderung der Reaction des Zellsaftes.

3. Die Röthung vegetativer Organe. Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, dass chlorophyllhaltige Pflanzen eine mehr oder weniger röthliche Farbe annehmen, indem der Zellsaft der Epidermiszellen oder auch der chlorophyllführenden Mesophyllzellen Anthocyan gelöst enthält. Diese Röthung tritt unter folgenden verschiedenen Umständen auf:

a. im Jugendzustande, während der Wachsthumsperiode, wie man an den Frühjahrstrieben vieler Holzpflanzen und Kräuter sieht, die sich dann später rein grün färben, indem das Anthocyan verschwindet;

b. während der herbstlichen Entleerung der Blätter mancher Laubhölzer, wie Ampelopsis hederacea, Rhus typhina etc.

c. bei kalter Witterung, gleichgültig ob im Frühling oder Herbst, nehmen erwachsene grüne Blätter an der Lichtseite röthliche Färbung durch Anthocyan an. Dasselbe zeigen auch die im Winter lebend bleibenden Wurzelblätter der perennirenden Kräuter, und andere wintergrüne Theile, wo bei manchen auch Verfärbung des Chlorophylls eintritt (S. 644);

d. an sonnigen Standorten röthen sich Stengel, Blattstiele und Blattrippen mancher Pflanzen, die an schattigen Standorten die Röthung vermissen lassen, z. B. bei Polygonum fagopyrum. Das Rothbäckigwerden der Aepfel und Birnen an der Lichtseite gehört auch hierher;

e. an wunden oder kranken Stellen von Blättern und Früchten wird das gesunde Gewebe an der Wundgrenze oft durch Anthocyan geröthet;

f. als Variationserscheinung. Es giebt von vielen Pflanzen, deren Stammformen das Roth entbehren, rothblättrige Varietäten, wie bei den Sorten der Rüben und des Kohls mit rothen und blauen Blättern, bei den rothen Kartoffelsorten, bei der Blutbuche und anderen rothblättrigen Laubbäumen. Bei solchen Varietäten erstreckt sich manchmal die Röthung mehr oder weniger über die ganze Pflanze, z. B. auch auf die unterirdischen Organe, wie bei rothen Rüben und den rothen Kartoffelsorten; ja selbst bis auf die Blüthen, wie bei Primula chinensis, von der die weißblühende Form in den grünen Theilen anthocyanfrei ist, während die rothblühende auch die gewöhnliche Röthung der Blätter zeigt.

Weder die Entstehungsweise noch die Bedeutung des Anthocyans sind aufgeklärt. Wie aus dem Vorstehenden zu ersehen, haben in manchen Fällen Licht und Temperatur einen gewissen Einfluss, während in anderen Fällen der Farbstoff auch in vollständiger Dunkelheit entsteht, wie die unterirdischen Organe beweisen und und wie es für manche Blüthen schon von Sachs experimentell festgestellt ist.

Indessen sah Askenasy die blaue und violette Farbe der Blüthen von Hyacinthen, Antirrhinum und Prunella beim Aufblühen im Dunkeln viel schwächer als im Lichte sich ausbilden. Die von Wigand geäußerte Ansicht, dass der rothe Farbstoff der grünen Pflanzentheile aus einem farblosen Gerbstoff hervorgehe, ist von Pick näher geprüft worden; Derselbe fand in der That, dass die betreffenden Zellen, noch bevor der rothe Farbstoff in ihnen entsteht, durch einen reichen Gehalt an Gerbstoff sich bemerklich machen. Eine große Rolle spielt bei der Bildung von Anthocyan die Variabilität, indem dieser Farbstoff nicht nur in der Spielart einer nicht rothen Stammform auftreten kann, wie oben erwähnt, sondern umgekehrt auch verschwinden kann, wenn die Stammform ihn besitzt, wie hinsichtlich der Blüthen die weißblühenden Campanula-, Viola-, Aster-, Syringa-, Rosa-Varietäten, hinsichtlich der Früchte der rothe und weiße Wein, die Johannisbeeren, Stachelbeeren etc. beweisen. Ueberhaupt ist der durch Variation eintretende Farbenwechsel oft ungemein groß, wie die Blüthen der Stiefmütterchen und Georginen und die buntblättrigen Varietäten vieler Pflanzen, wie Begonia etc. zeigen. Bodeneinflüsse mögen manchmal einen Einfluss haben; wenigstens bekommt Hortensia, die ursprünglich in Japan blaue Bluthen hat, bei uns rothe, die aber durch geeigneten Boden wieder blau werden können; doch haben Eisen sowie Alaun, denen man hierbei eine Wirkung zugeschrieben hat, nach Hoffmann keine strengen Beziehungen dazu. Beim Frühtreiben hat man blauen Flieder mit lauter weißen Blüthen bekommen.

Literatur. Macaire-Princep, Mém. de la soc. d. Genève. Bd. 4. 1824. pag. 45. — Mohl, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 390. — Sachs, Botan. Zeitg. 1863. Beilage und 1865. pag. 117. — Askenasy, Daselbst. 1875. pag. 498 und 1876. pag. 1. — Haberlandt, Untersuchungen über die Winterfärbung der Blätter. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 72. April 1876. — Hoffmann, Botan. Zeitg. 1875. pag. 622. — Wigand, Die rothe und blaue Färbung etc. Botanische Hefte. II. 1887. — Pick, Bedeutung des rothen Farbstoffes bei Phanerogamen. Botan. Centralbl. Bd. XVI. pag. 281. — N. J. C. Müller, Spectralanalyse der Blüthenfarben. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1888.

V. Die Pilzfarbstoffe. Ueberaus reich sind die Pilze an eigenthümlichen Farbstoffen. Weder über ihre Entstehung noch ihre Bedeutung, nicht einmal über ihre chemische Natur ist Genaueres bekannt. Denn wir wissen nur*), dass es theils an Fetttröpfchen im Inhalte der Zellen gebundene gelbe oder gelbrothe Fettfarbstoffe oder Lipochrome sind, wie die der Uredineen, Tremellineen, mancher Pyrenomyceten und Discomyceten, oder nicht an Fett gebundene, im Inhalte der Hyphen vorkommende gelbrothe Farbstoffe bei manchen Hymenomyceten, oder verschiedene rothe Pigmente, welche entweder in der Membran der Hyphen ihren Sitz haben, wie beim Fliegenschwamm und anderen rothgefärbten Hymenomyceten, und bei den Apothecien mancher Flechten, oder welche als krystallinische Secrete auf der Membran der Hyphen aufgelagert sind, wie bei Paxillus atrotomentosus und Agaricus armillatus; endlich auch braune, violette, selten grüne (z. B. bei Peziza aeruginosa) Farbstoffe, die der Membran der Hyphen angehören. Dass die Lösungen aller dieser Farbstoffe auch ihre eigenen Spectra haben, bietet gegenwärtig weder chemisch noch physiologisch ein weiteres Interesse.

VI. Die Farbstoffe der Kernhölzer. Beim Uebergange des Splintholzes in Kernholz (S. 201) entstehen in den Zellhäuten außer

*) Bachmann, Spectroskopische Untersuchungen von Pilzfarbstoffen. Plauen 1886. — Zopf, in Schenk Handbuch der Botanik. IV. Breslau 1889. pag. 413.

anderen Stoffen bei manchen ausländischen Bäumen auch noch farbige Verbindungen, über deren Bildungsweise jedoch nichts näheres bekannt ist. Die verschiedenen Farbhölzer haben ihre eigenthümlichen Farbstoffe; wir unterscheiden das Brasilin im Rothholze, das Hämatoxylin im Blau- oder Campecheholze, das Santalin im rothen Sandelholz, das Morin im Gelbholze etc.

VII. Die Rindenfarbstoffe oder Phlobaphene, braune oder braunrothe Farbstoffe, welche in den Zellmembranen der Borke der Baumrinden abgelagert sind und Oxydationsproducte der in den Rindenzellen enthalten gewesenen Gerbstoffe (S. 625) darstellen. Aus den verschiedenen Gerbsäuren gehen auch verschiedene Phlobaphene hervor, wie Eisenroth, Chinaroth, Kinoroth, Catechuroth, Zimmtroth etc. Die Röthung, Bräunung oder Schwärzung, welche viele Pflanzentheile nach dem Durchschneiden an der Luft annehmen, beruht auf der Oxydation ihrer Gerbstoffe zu Phlobaphenen.

VIII. Die Chromogene. Bekanntlich sind nicht alle vegetabilischen Farbstoffe in der Pflanze fertig gebildet, einige werden erst durch einen künstlich eingeleiteten Gährungs- oder Oxydationsprocess gewonnen aus einem in den Säften der betreffenden Pflanze enthaltenen farblosen Körper, einem sogenannten Chromogen.

So das Indigblau, welches man aus den Indigofera-Arten und aus Isatis tinctoria gewinnt; das betreffende Chromogen, das Indican, haben wir unter den Glykosiden (S. 625) kennen gelernt. Ebenso das Krapproth oder Alizarin aus den Wurzeln von Rubia tinctorum, deren Chromogen ebenfalls ein Glykosid ist, die Ruberythrinsäure (S. 624). — Auch die Flechtenfarbstoffe sind nicht in der Pflanze fertig gebildet, sondern entstehen erst aus den aromatischen Flechtensäuren (Lecanorsäure, Erythrinsäure, Roccellsäure, Usninsäure etc.), indem dieselben sich spalten in Kohlensäure und Orcin, das durch Einwirkung von Ammoniak und Luft in das rothe Orceïn übergeht, welches in der Orseille und der Persio (aus Roccella- und Lecanora-Arten) enthalten ist und auch den blauen Farbstoff Lakmus liefert.

Vierter Theil.

Die Vermehrung der Pflanzen.

§ 103. Alle Pflanzen haben die Fähigkeit, sich zu vermehren, immer wieder Wesen gleicher Art zu erzeugen. Die Erfüllung dieser Aufgabe erscheint biologisch sogar als ihre vornehmste Bestimmung, gegenüber welcher die übrigen Lebensthätigkeiten nur Mittel zum Zwecke sind. Denn bei vielen Pflanzen schließt mit der Erzeugung neuer Individuen (Samen oder Sporen) das Leben überhaupt ab, und bei Pflanzen von langer Lebensdauer wird im Allgemeinen mit der Erneuerung der Vegetation in jeder Jahresperiode auch die Bildung von Fortpflanzungsorganen und damit

die Erzeugung von Nachkommen wiederholt. Bei den Pflanzen besteht in noch viel höherem Grade als bei den Thieren das Verhältniss, dass von einem Individuum eine Mehrzahl von Nachkommen erzeugt wird, denn viele Pflanzen zeigen in der Production von Samen und besonders die Kryptogamen in der Erzeugung von Sporen eine unermessliche Fruchtbarkeit, wodurch dem Aussterben der Lebewelt auf der Erde am sichersten vorgebeugt wird.

Wir haben in der Gegenwart keine Kenntniss von einer anderen Entstehung lebender Wasen als der, wo ein gleichartiger elterlicher Organismus der Erzeuger ist; alle Pflanzen bis auf die kleinsten und einfachsten mikroskopischen Pilze entstehen durch elterliche Zeugung. Wenn man im Laufe der Zeit wiederholt für die niedrigsten Pflanzen eine Urzeugung oder elternlose Zeugung (generatio aequivoca oder spontanea) gefordert hat, so sind die betreffenden Beobachter immer durch das unvermuthete und unvermerkte Einschleichen mikroskopisch kleiner Keime von außen her oder durch Keimfähigbleiben derselben in den für sterilisirt gehaltenen Medien getäuscht worden. Denn durch die zuerst von Pasteur eingeführten und jetzt allgemein üblichen Methoden, Substanzen zu sterilisiren (durch längere Erhitzung in Wasserdampf bei 100° oder trocken bei noch höheren Temperaturen) und ihnen dann filtrirte (keimfrei gemachte) Luft zuzuführen, sind wir im Stande, die Entstehung von Organismen sicher auszuschließen. Von derjenigen Urzeugung, welche man in Flüssigkeiten mit organischen Stoffen, also aus leblosem Material annahm, wäre freilich immer noch verschieden die von Wigand noch ganz neuerdings in seiner sogenannten Anamorphose des Protoplasmas behauptete spontane Zeugung, wobei aus kleinen Formelementen des lebenden Protoplasmas höherer Pflanzen direct Bakterien werden sollen, um dann bei gewissen Fermentationsprocessen in der lebenden Zelle (S. 634) das wirksame Princip vorzustellen. Allein auch diese Annahme, wobei niedrigste Pilze Abkömmlinge höherer Pflanzen wären, ist als naturwidrig und unbewiesen zu verwerfen. Im Gegentheil haben gründliche Untersuchungen gezeigt, dass da, wo etwa an derartiges hätte gedacht werden können, wie bei dem im Protoplasma der Leguminosen symbiotisch lebenden Rhizobium, ein Eindringen eines Spaltpilzes von außen vorliegt (S. 270). Es giebt wohl bakterienähnliche Mikrosomen im Protoplasma, die aber darum noch lange keine Bakterien sind.

Auch im Pflanzenreiche ist es eine durchgehende Regel, dass die Jungen in dem Zustande, in dem sie von dem Erzeuger einem selbständigen Dasein übergeben werden, noch mehr oder minder unentwickelte Anfänge des neuen zukünftigen Organismus darstellen. Sie können daher in diesem Zustande im allerallgemeinsten Sinne als Keime bezeichnet werden.

Nun kann man aber auch bei den Pflanzen zwei Arten der Erzeugung neuer Individuen unterscheiden, analog wie im Thierreiche. Die eine besteht in einer einfachen zufälligen Abtrennung einzelner Theile von dem fertig entwickelten Pflanzenkörper, die sich dann zu neuen Pflanzen regeneriren. Man nennt dies die vegetative Vermehrung oder diejenige durch Knospen. Die andere Art aber besteht in der besonderen Erzeugung von zweierlei Zellen, welche einzeln für sich nicht weiter entwickelungsfähig sind, aus deren materieller Vereinigung aber ein entwickelungsfähiges Product sich ergiebt. Diese wird geschlechtliche Fortpflanzung oder Zeugung genannt. Die Betrachtung der Vermehrung und Fortpflanzung und der dabei thätigen Organe gehört in die Morphologie; hier handelt es sich nur um das rein Physiologische.

also um die causalen Beziehungen, die sich bei diesen Erscheinungen auffinden lassen. Das Folgende wird daher freilich zum Theil erst verständlich sein, wenn man sich über die einschlagenden Verhältnisse in der Morphologie orientirt hat.

§ 104. I. **Die geschlechtliche Zeugung oder Sexualität.** Die anziehende Erscheinung, dass durch materielle Vereinigung zweier Individuen die Keime neuer Individuen gewonnen werden, geht auch durch das ganze Pflanzenreich hindurch; sie ist eins der allgemeinsten Gesetze der belebten Natur. Die volle Bedeutung der Sexualität wird erst erfasst, wenn man berücksichtigt, dass die Vereinigung beider Geschlechter auch eine nothwendige Bedingung der Erzeugung eines neuen Individuums ist. Es liegt darin eines der räthselhaftesten Probleme der Natur, dessen Lösung wir uns auch dadurch nicht näher gebracht sehen, dass es uns gelungen ist zu erkennen, welche feinsten Formelemente es wirklich sind, auf deren Vereinigung bei der sexuellen Zeugung alles ankommt.

Es ist nicht ohne physiologisches Interesse, in der Morphologie der einzelnen Pflanzenklassen zu verfolgen, wie sich die Sexualitat von den einfachst gebauten Pflanzen an allmählich entwickelte. Wo unter den niederen Thallophyten die ersten Anfänge der Sexualität auftreten, sind die beiden sich vereinigenden Zellen von gleicher Entstehung, gleicher Form, Größe und gleichem Verhalten bei der Verschmelzung; männlicher und weiblicher Charakter noch nicht unterschieden. So bei der Copulation der Conjugaten, Diatomaceen und Zygomyceten, wo aus der Vereinigung ganz gleichartiger Zellen die Zygospore hervorgeht, und bei der Paarung der Gameten Schwärmsporen mancher Algen. Dennoch muss wohl angenommen werden, dass die beiden verschmelzenden Zellen innerlich verschieden sind, da sonst die Nothwendigkeit ihrer Vereinigung unbegreiflich sein würde. Es lässt sich nun verfolgen, wie aus diesen einander gleichen Sexualzellen bei den nächst höher organisirten Thallophyten die auch äußerlich verschiedenen Sexualzellen allmählich sich herausgebildet haben, wie wir sie zuerst in den kleinen und grossen Gameten mancher Algen, dann bei Vaucheria, Oedogonium, Fucus in schon weiterer Verschiedenheit wahrnehmen, und wie sie dann auf den höheren Stufen der Kryptogamen in immer größerer Differenz hervortreten. Gerade diese schrittweise Herausbildung der Geschlechtsdifferenz macht es wahrscheinlich, dass bei den niedrigsten Pflanzen eine solche nicht besteht oder dass wenigstens einmal Pflanzen existirt haben, bei denen sie noch nicht vorhanden war. In der That kennen wir auch bei den niedrigsten Pflanzenformen, bei den Spaltpilzen und den Spaltalgen bis jetzt nichts, was auf Sexualität hindeutet, und bei den Diatomaceen weisen die verschiedenen Formen der Auxosporenbildung darauf hin, wie hier die Copulation aus ihren ersten Anfängen, aus einer Asexualität, sich entwickelt hat. Die Auxospore der Diatomaceen entsteht nämlich in vielen Fällen durch echte Copulation zweier Zellen, aber bei anderen Arten

entwickelt sie sich unmittelbar aus ihrer Mutterzelle ohne Vereinigung mit einer zweiten Zelle. Morphologisch und biologisch sind aber die Auxosporen aller Diatomaceen gleichwerthig. Bei den noch eine Stufe tiefer stehenden Spaltalgen und Spaltpilzen finden wir das analoge Fortpflanzungsorgan in den hier vorkommenden sogenannten Sporenzellen; diese sind aber gänzlich ungeschlechtlicher Herkunft, und so dürfen wir in ihnen das geschlechtslose Prototyp des späteren Geschlechtsproductes erblicken. Es ist nun auch sehr wohl möglich, dass die Sexualität in verschiedenen Thallophytenfamilien unabhängig von anderen zu verschiedenen Zeiten aufgetreten ist; freilich können wir nicht sagen, aus welchen dieser Anfänge sich jene weiteren Ausbildungsformen herausentwickelt haben, wie sie in so mannigfaltiger Art bei den Florideen und Ascomyceten, bei den Moosen, Gefäßkryptogamen und endlich bei den Phanerogamen uns entgegentreten.

Wo eine äußere Verschiedenheit der beiden Sexualzellen wahrnehmbar ist, da tritt dies in der Regel sogleich in einer ganzen Reihe von Momenten auf: in Größe, Form, Beweglichkeit, Entstehung und Betheiligung an der Bildung des sexuellen Productes. Und zwar verhält sich die eine bei der Vereinigung activ, wobei sie jedoch ihre selbständige Existenz verliert, indem sie in der anderen aufgeht; die andere aber erscheint passiv, sie nimmt die Substanz jener in sich auf, liefert aber selbst die überwiegende Masse des Bildungsmaterials für das aus der Vereinigung hervorgehende Product. Die letztere können wir allgemein als Eizelle oder Ei bezeichnen und legen ihr weiblichen, jener männlichen Charakter bei.

Die soeben hervorgehobenen Charaktere lassen sich an den Sexualzellen aller Pflanzen nachweisen, so mannigfaltig auch im übrigen ihre Beschaffenheiten in den einzelnen Pflanzenklassen sein mögen. Aber die geschlechtliche Differenz wird auch schon an der Pflanze auf einem mehr oder weniger langen Wege vorbereitet, indem die Organe, welche die weiblichen, und diejenigen, welche die männlichen Zellen erzeugen, von einander verschieden sind. Wir sprechen daher von besonderen Fortpflanzungsorganen, die wir auch wieder als weibliche und männliche unterscheiden. Im Allgemeinen sind diese vorausgehenden Entwickelungsprocesse um so mehr verschieden, je differenter die eigentlichen Sexualzellen sind. So sind sie noch ganz unmerklich bei der Copulation, wo ja auch die sexuelle Differenz äußerlich noch sehr gering ist. Dagegen treten bei den höheren Algen in den Oogonien, bei den Florideen und Ascomyceten in dem Ascogon, bei den Characeen in den Sporenknospen, bei den Muscineen und Gefäßkryptogamen in den Archegonien, bei den Phanerogamen in den Samenknospen wohl differenzirte weibliche Organe in den Gegensatz zu den männlichen, die als verschiedenartige Antheridien bei den Kryptogamen, als Antheren bei den Phanerogamen erscheinen. Ja es greift die Vorbereitung zur Erzeugung der Sexualzellen oft auf die ganze Pflanze derart zurück, dass die letztere sich als weibliche oder als männliche Pflanze erweist. Schon bei manchen Algen können weib-

liche und männliche Pflänzchen unterschieden werden, bei Characeen und Moosen giebt es Arten, wo antheridientragende und sporenbildende Individuen erzeugt werden; bei manchen Gefäßkryptogamen tragen die einen Prothallien nur Antheriden, die andern nur Archegonien, und bei manchen Phanerogamen bringt die ganze Pflanze nur männliche oder weibliche Blüthen hervor, was man als zweihäusig oder diöcisch bezeichnet, wie bei Taxus, Salix, Populus, Mercurialis, Cannabis, Humulus, Spinacia, Lychnis, Rumex acetosella. Allein diese Fälle der Geschlechtsdifferenz der Individuen bei den Pflanzen sind Ausnahmen gegenüber dem gewöhnlichen Verhältniss, dass beide Geschlechter an demselben Individuum vertreten sind, also gerade umgekehrt, als wie es im Thierreiche Regel ist. Bei den allermeisten Kryptogamen erzeugt dasselbe Individuum sowohl weibliche Organe als Antheridien, und bei den Phanerogamen enthält vielfach jede Blüthe Samenknospen und Antheren zugleich, sie ist eine Zwitterblüthe oder hermaphrodite Blüthe. Allerdings ist bei sehr vielen Phanerogamen die Zwitternatur dadurch abgeschwächt, dass es männliche und weibliche Blüthen giebt, die freilich auf einem und demselben Individuum stehen, was man einhäusig oder monöcisch nennt. Dass indessen der Umstand, ob die Geschlechtszellen auf demselben oder auf getrennten Individuen gebildet werden, unwesentlich sein muss, geht schon daraus hervor, dass Diöcie und Monöcie bezw. Hermaphroditismus durch das ganze Pflanzenreich nebeneinander sich hinziehen. In der That ist ja auch die Individualität bei den Pflanzen nicht so scharf ausgeprägt, wie bei den Thieren, insofern man mit einem gewissen Rechte die einzelnen Sprosse oder Glieder einer Pflanze als ebensoviele Individuen ansehen könnte. Thatsächlich findet ja bei der Bestäubung der Blüthen vielfach eine Vereinigung zwischen Sexualzellen statt, die von verschiedenen Individuen stammen, worüber unten näheres gesagt werden wird.

Was das Product des Sexualactes anlangt, so ist dasselbe in den einzelnen Abtheilungen des Gewächsreiches ein sehr ungleiches. Es hängt dies damit zusammen, dass das Auftreten der Sexualorgane in sehr verschiedene Lebensabschnitte verlegt ist. Bei den meisten Algen wird die befruchtete Eizelle unmittelbar zur Spore, also zu einem neuen Individuum, welches sich aus dem Verbande mit der Mutterpflanze löst. Bei den Muscineen geht aber aus ihr das Sporogonium hervor, welches von der Mutterpflanze ernährt wird und erst nach einer gewissen Entwickelung, die es zu durchlaufen hat, die Bildung einer Mehrzahl von Sporen erreicht, die nun selbst geschlechtslos entstehen und die Keime neuer Individuen darstellen. Bei den Gefäßkryptogamen entsteht aus der befruchteten Eizelle, die hier schon auf dem Prothallium ins Dasein tritt, erst das ganze Vegetabil in Form von Stamm, Wurzeln und Blättern, welches nun wiederum mit der Erzeugung ungeschlechtlicher Sporen seine Entwickelung abschließt. Während nun bei den isosporen Gefäßkryptogamen diese Sporen noch indifferenten Charakter haben und erst nach deren Keimung am Prothallium die Sexualorgane beide zusammen auf-

treten. ist bei den heterosporen Gefäßkryptogamen und bei den Phanerogamen die Geschlechtsdifferenz schon an den geschlechtslos erzeugten Sporen zum Ausdruck gekommen (Makro- und Mikrosporen — Pollenkorn und Embryosack), und da diese bei den Phanerogamen sogar schon auf der Mutterpflanze die Sexualzellen erzeugen und die letzteren sich hier befruchten lassen, so ist damit allmählich wiederum der Geschlechtsact an den Endpunkt der ganzen Entwickelung der Pflanze gerückt.

Die Wirkung der Befruchtung beschränkt sich meist nicht auf die weibliche Zelle, sondern es treten in der Mutterpflanze selbst mannigfaltige Veränderungen auf, die eine naheliegende Beziehung zu dem eigentlichen Geschlechtsproducte haben. Namentlich bei den Phanerogamen gehört alles, was mit der Fruchtbildung zusammenhängt, hierher: die Umbildung und Vergrößerung des Fruchtknotens zur Frucht und der Samenknospen zum Samen, wobei sehr oft auch andere Theile der Blüthe oder des Blüthenstandes weitere Ausbildungen erfahren, die Anhäufung von Reservestoffen in den Samen, wobei gewöhnlich die Mutterpflanze eine große Masse von Assimilationsproducten an die Samen abgiebt und abstirbt, sind als Folgen der Befruchtung anzusehen, denn alle diese Veränderungen unterbleiben, wenn die Befruchtung der Samenknospen nicht eingetreten ist. Bei den Orchideen geht nach HILDEBRAND die Wirkung der Befruchtung sogar soweit, dass die Samenknospen erst in Folge des Wachsthumes der Pollenschläuche im Gewebe der Narbe angelegt oder conceptionsfähig werden, dass also die Entstehung der weiblichen Zelle erst ein Resultat der Bestäubung ist.

Nach den gegenwärtigen Kenntnissen steht fest, dass der materielle Vorgang des Sexualactes, welcher die befruchtende Wirkung ausübt, in einer Vermischung eines Theiles des Protoplasmas der männlichen Zelle mit demjenigen der weiblichen besteht. Die großen Verschiedenartigkeiten, welche der Befruchtungsprocess in den einzelnen Pflanzenklassen darbietet, sind lauter unwesentliche Aeußerlichkeiten, welche eben durch die jeweiligen besonderen Verhältnisse als nothwendige Mittel zum Zwecke gefordert werden. So sind bei den im Wasser oder an feuchten Orten wachsenden Kryptogamen die Geschlechtszellen meist activ beweglich, wie die sich aufsuchenden und sich paarenden Schwärmsporen; oder nur die männlichen Zellen bewegen sich zu der ruhenden Eizelle hin, wobei sie bald nur passiv vom Wasser getragen werden, wie die Befruchtungskörperchen der Florideen und die Spermatien der Ascomyceten, oder activ beweglich sind, wie die Spermatozoiden vieler Algen, der Characeen, Muscineen und Gefäßkryptogamen. Bei den Phanerogamen bringen die wesentlich anderen Verhältnisse der in der Luft wachsenden Blüthen es mit sich, dass, um die befruchtende Substanz nach dem in den Samenknospen verborgenen Embryosack gelangen zu lassen, die männliche Zelle in Form eines Schlauches (Pollenschlauch) bis zu den weiblichen Zellen hinwächst, woran übrigens Anklänge schon bei den Kryptogamen bestehen, wie bei der Befruchtung der Saprolegniaceen und Peronosporeen, indem die Antheridien hier Befruchtungsschläuche in das Oogo-

nium treiben, und selbst bei der Conjugation. Es ist eine überraschende Thatsache, dass die materielle Vereinigung der Sexualzellen herbeigeführt oder begünstigt wird durch eine Fernewirkung oder gegenseitige Anziehung derselben auf einander. Schon das gegenseitige Auffinden der sich paarenden Schwärmsporen im Wasser ist hier anzuführen. Seinen Ursachen nach genauer bekannt ist das Eindringen der Spermatozoiden in und durch den engen Kanal des Archegoniumhalses nach der Eizelle bei den Gefäßkryptogamen; denn STRASBURGER hat nachgewiesen, dass der aus dem Kanale dieser weiblichen Organe ausgeschiedene Schleim es ist, welcher den schwärmenden Spermatozoiden, sobald sie in dessen Bereich kommen, die Bewegungsrichtung nach der Oeffnung des Kanals und durch diesen nach der Eizelle inducirt, und PFEFFER hat sogar die chemischen Verbindungen näher bestimmt, welche diese chemotaktische Wirkung auf die Spermatozoiden ausüben (S. 293). Eine Fernewirkung liegt wohl auch vor bei der Copulation, wo von zwei getrennten Zellen aus die Copulationsschläuche gegeneinander wachsen, bei der Bildung der Antheridien der Peronosporeen und Saprolegniaceen, wo nach DE BARY in der Nähe der Oogonien Nebenäste sich bilden, die diesen sich zuneigen und zur Bildung von Antheridien sich anschicken, besonders aber bei dem Wachsthum der Pollenschläuche der Phanerogamen von der Narbe aus nach der Mikropyle der Samenknospen; denn wie SACHS sehr richtig hervorhebt, müssen hier unsichtbare Einrichtungen bestehen, welche die Wachsthumsrichtung der Pollenschläuche in erster Linie bestimmen, da es sonst unerklärlich wäre, wie dieselben auf der langen Strecke von der Narbe durch das Narbengewebe, den Griffelkanal, über die Placenten oder durch die Fruchtknotenhöhle hin bis in die Mikropyle der Samenknospen ihrem Ziele zustreben, ohne auf Abwege zu gerathen. Es ist vielleicht daran zu denken, dass hierbei die Narbenflüssigkeit oder Secrete der Gewebe, welche hier passirt werden, wirksam sind.

Die Vermischung von Protoplasmaelementen der männlichen Zelle mit der weiblichen ist jetzt fast überall durch directe Beobachtung festgestellt. Bei der Conjugation ist dieselbe durch die Verschmelzung des Protoplasmas der copulirenden Zellen gegeben, desgleichen bei der Paarung der Schwärmsporen. Bei Algen, Muscineen und Gefäßkryptogamen ist das Eindringen des Spermatozoids in das Protoplasma der Eizelle und seine Auflösung in diesem beobachtet; auf das Genaueste hat besonders STRASBURGER an Ceratopteris verfolgt, wie das einzelne Spermatozoid an der helleren Stelle (dem Empfängnissfleck) am Scheitel der Eizelle haften bleibt und dann mit seiner Spitze langsam in dieselbe einsinkt, wobei seine Bewegungen allmählich aufhören und es immer mehr darin zergeht, bis nach 3 bis 4 Minuten nichts mehr von ihm zu sehen ist. Bei Florideen und Ascomyceten ist ebenfalls die Verschmelzung der Befruchtungskörperchen mit dem Empfängnissorgan des weiblichen Apparates constatirt. Bei Phanerogamen endlich hat STRASBURGER die Verschmelzung von Bestandtheilen des Pollenschlauches mit der Eizelle gesehen, worüber Näheres in der Morphologie zu finden ist. Ja selbst über die Qualität der

bei der Befruchtung sich vereinigenden organisirten Elemente ist durch Schmitz, Strasburger, Zacharias u. A. insofern Licht verbreitet worden, als es Denselben mehrfach gelungen ist, eine Verschmelzung der Kerne der Sexualzellen zu beobachten, wie man ja auch in der Thierphysiologie immer mehr zu der Annahme gekommen ist, dass die Befruchtung in der Copulation der Kerne der Sexualzellen besteht und dass in den Zellkernen alle durch Vererbung übertragbaren specifischen Charaktere der Organismen enthalten sind. Nach den genannten Beobachtern scheint nämlich der eigentliche Körper der Spermatozoiden aus dem Kern ihrer Mutterzelle sich zu bilden, während der die Cilien tragende Theil aus dem Protoplasma hervorgeht; auch soll nach Zacharias der eigentliche Körper der Spermatozoiden mit dem Nucleïn der Zellkerne chemisch identisch sein. Weiter hat Strasburger bei den Phanerogamen beobachtet, dass die Zellkerne des Pollens in das fortwachsende Ende des Pollenschlauches eintreten und nach Einführung in die Mikropyle sich auflösen, ihre Substanz also wahrscheinlich unter Vermittlung der Synergiden der Eizelle übergeben wird. Strasburger sieht bei diesen Vorgängen den Kernfaden als das Wesentliche an, und da bei der Theilung der Zellkerne eine Spaltung der beiden Kernfäden beobachtet ist (S. 28), so erhalte jeder Tochterkern zu gleichen Theilen eine Hälfte des väterlichen und des mütterlichen Kernes, was bei jeder weiteren Theilung sich wiederholt; in dieser Continuität der Kernsubstanz habe man zugleich den materiellen Vorgang der Vererbung zu erblicken.

Freilich wird durch alles dies das eigentliche Wesen der Sexualität, die Nothwendigkeit der Vereinigung heterogenen Stoffes nicht begreiflicher. Dass es auf eine bloße Vermehrung der Substanz der Fortpflanzungszelle ankommen sollte, ist nicht anzunehmen, denn gar oft wird eine verhältnissmäßig große Eizelle durch ein winzig kleines Samenkörperchen befruchtet. Es muss eine qualitative Verschiedenheit der Zeugungsstoffe sein, welche bei der Vereinigung derselben den Erfolg bedingt. Am nächsten erinnert das Verhältniss an die Wirkungsweise der Fermente, wo auch durch äußerst geringe Quantitäten große Stoffmassen freilich nur in eine bestimmte chemische Thätigkeit versetzt werden. Man kann also sagen, dass der Substanz der weiblichen Zelle etwas zugeführt werden muss, was ihr bis dahin fehlte, dessen sie aber zu ihrer Weiterentwickelung bedarf, während die ungeschlechtlichen Sporen Alles, was dazu nöthig ist, schon enthalten. Nun ist auch Zacharias durch seine Untersuchungen zu der Annahme einer qualitativen Verschiedenheit der männlichen und der weiblichen Kerne geführt worden. Er fand, dass das Spiralband der Spermatozoiden von Pteris serrulata, welches aus dem anfangs kugligen Kern der Mutterzelle hervorgeht, keinen Nucleolus (S. 26), wohl aber Nucleïn enthält und dass die Kerne der Pollenschläuche der Gymnospermen und Angiospermen sich ebenso verhalten, dass dagegen in den Kernen der Eizellen von Pteris, Marchantia, Pinus sylvestris, Lilium candidum, Monotropa etc. zwei Nucleolen von auffallender Größe, aber kein Nucleïn, welches sonst das Kerngerüst darzustellen

pflegt, wohl aber ein plastinhaltiges Strangwerk vorhanden sind. Zacharias unterscheidet von dem in Alkalien löslichen Nucleïn das darin unlösliche Plastin, welches außer in den Kernen auch als wesentlicher Bestandtheil des Protoplasmas auftritt (S. 26). Die männlichen und weiblichen Sexualzellen zeigen also verschiedenes Verhalten ihrer Kerne: die männlichen haben keine Nucleolen, aber ein Nucleïngerüst, die weiblichen dagegen Nucleolen, aber kein Nucleïngerüst, dafür jedoch ein Plastingerüst. Die nämlichen Verhältnisse sind auch in den Kernen der bisher genauer untersuchten thierischen Sexualzellen constatirt worden.

Bei den weiteren Bemühungen, den Act der Befruchtung auf chemische Verhältnisse zurückzuführen, wird man auseinanderhalten müssen die in der Befruchtung gegebene Erregung der Theilungs- und Wachsthumsvorgänge in der Eizelle und die Uebertragung erblicher Eigenschaften. Es könnten möglicher Weise verschiedene Stoffe des Kernes sein, durch welche diese verschiedenartigen Vorgänge vermittelt werden.

Auf den Erfolg der Befruchtung hat die Abstammung der Sexualzellen den größten Einfluss. Im Allgemeinen liefern nur Sexualzellen, welche einer und derselben Species angehören, ein entwickelungsfähiges Product. Doch sind viele Fälle bekannt, dass auch zwischen zwei verschiedenen Species, wenn sie wenigstens zu einer und derselben Gattung gehören, Zeugung stattfindet, worüber unten bei der Bastardbildung näheres erwähnt ist. Andererseits ist es ein allgemeines Gesetz, dass die geschlechtliche Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen eine ungünstigere Wirkung für die Fortpflanzung hat. Durch die mannigfaltigsten Einrichtungen der Pflanze wird dahin gestrebt, eine sexuelle Vereinigung womöglich zwischen verschiedenen Individuen herbeizuführen. Diese Thatsache ist schon im vorigen Jahrhundert von Kölreuter und C. Sprengel erkannt, in der neueren Zeit aber besonders durch Darwin, Hildebrand und Andere weiter begründet worden. Am bestimmtesten ist dies bei den diöcischen Pflanzen ausgesprochen; bei den monöcischen entwickeln sich die männlichen Organe wenigstens auf anderen Zweigen als die weiblichen, und bei den hermaphroditen Blüthen, wo es scheinbar darauf abgesehen ist, die Vereinigung von Sexualzellen nächster Abstammung zu begünstigen, sind Einrichtungen getroffen, welche gerade eine solche Verbindung verhindern und nur eine Wechselbestäubung einer Blüthe durch eine andere gestatten. Bei dem als Dichogamie bezeichneten Verhältnisse wird dies dadurch erzielt, dass die Geschlechtsorgane derselben Blüthe zu ungleicher Zeit ihre Entwickelung erreichen, bei den Pflanzen mit dimorphen Blüthen dadurch, dass die Blüthen der einen Exemplare lange Griffel mit tiefstehenden Antheren, die anderer Exemplare solche mit kurzen Griffeln und hochstehenden Antheren haben, weshalb diese Blüthen nur wechselseitig durch die sie besuchenden Insekten bestäubt werden können; bei den trimorphen Blüthen treten sogar dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare derselben Art auf. Es ist nun auch experimentell von Darwin und Hildebrand nachgewiesen worden, dass eine Befruchtung nur

dann eintritt oder den besten Erfolg hat, d. d. die größte Zahl keimfähiger Samen liefert, wenn der Pollen der langgriffligen Blüthe auf die Narbe einer kurzgriffligen anderen Pflanze übertragen wird oder die umgekehrte Kreuzung stattfindet (legitime Verbindung), während eine Bestäubung zwischen zwei gleichartigen Blüthen (illegitime Verbindung) entweder keine oder ungewöhnlich wenige Samen zu Stande bringt. Wieder in anderen Zwitterblüthen, wo auch beide Geschlechter gleichzeitig reifen, sind mechanische Einrichtungen vorhanden, welche die Selbstbestäubung unmöglich machen und die Uebertragung des Pollens von einer Blüthe zur andern durch Insekten erfordern. Ueber alle diese Verhältnisse, sowie darüber, dass die Uebertragung des Pollens meistens durch Insekten oder durch den Wind erfolgt, ist das Nähere in der Morphologie zu finden. Immerhin steht fest, dass auch durch die Selbstbestäubung einer Zwitterblüthe mit ihrem eigenen Pollen gute und keimfähige Samen erzeugt werden können, wie es z. B. bei Cruciferen durch den Versuch bewiesen worden ist. Allein im Freien wird auch bei solchen Pflanzen, da sie von Insekten fleißig besucht werden und durch den Besitz von Nectarien geradezu für Insektenbesuch eingerichtet sind, thatsächlich eine Kreuzung stattfinden. Und bei denjenigen Pflanzen, welche kleistogame Blüthen besitzen, also solche, welche beständig geschlossen bleiben und nur eine Selbstbefruchtung ausüben können, die auch thatsächlich Erfolg hat, kommen doch zu andern Zeiten gewöhnliche offene Blüthen, die für Wechselbefruchtung durch Insekten eingerichtet sind, zur Entwickelung. Angesichts dieser Thatsachen kommen wir zu der Ueberzeugung, dass überall Gelegenheit gegeben ist, dass möglichst fernverwandte Sexualzellen zur Vereinigung kommen können und dadurch immerfort eine Auffrischung der Zeugungskraft gewonnen wird.

Auch bei den Pflanzen ist die Frage berechtigt, welche Factoren über die Entstehung der Geschlechter entscheiden, mit anderen Worten, worauf es ankommt, ob eine Fortpflanzungszelle weiblich oder männlich wird. Wenn beide Geschlechter auf denselben Pflanzen zur Entwickelung kommen, so entscheidet hauptsächlich der morphologische Ort, an welchem sie entstehen, über ihren Geschlechtscharakter; in den Blüthen ist die Region der Carpellblätter zur Erzeugung der weiblichen, diejenige der Staubblätter zur Erzeugung der männlichen Zellen bestimmt; bei monöcischen Pflanzen sind Sprosse, die an bestimmten Punkten der Pflanze stehen, zur Bildung weiblicher oder männlicher Blüthen prädestinirt. Auch bei den Kryptogamen finden sich vielfach gewisse morphologische Beziehungen im Bildungsorte der Geschlechter. Allein es giebt Missbildungen, bei denen die Herrschaft dieses Factors unterliegt: so in den monströsen Blüthen, deren Antheren sich in Carpelle umgebildet haben, oder in den männlichen Rispen mancher Maispflanzen, in denen einzelne Blüthen zu weiblichen werden, und andere ähnliche Fälle. Bei den diöcischen Pflanzen hat man sich gefragt, ob die Geschlechtsdifferenz schon an dem Samen entschieden sei, wovon man jedoch nichts wahrnehmen kann; das Geschlecht wird erst erkennbar, wenn die Pflanze ihre Blüthen zu bilden beginnt. Es hat nun HEYER die interessante Beobachtung gemacht, dass bei Mercurialis annua auf allen Standorten und unter allen Umständen das Zahlenverhältniss zwischen weiblichen und männlichen Pflanzen constant 100 : 105,86 ist, also nahezu gleich dem, welches bei Thieren und Menschen herrscht, wo das Verhältniss der Mädchen- zu den Knabengeburten 100 : 105,83 ist. Dagegen fand er, dass beim Hanf die größere Anzahl auf

das weibliche Geschlecht kommt, und zwar stellten sich bei verschiedenen Beobachtungsreihen mit Samen verschiedener Individuen, von verschiedenen Samenproben und aus verschiedenen Ländern die Verhältnisse zwischen Männchen und Weibchen wie 100 : 109,85, 100 : 115,21, 100 : 114,30. Heyer nimmt daher an, dass das Geschlecht der künftigen Pflanze im Samenkorne schon entschieden sein müsse. Dagegen fand Hoffmann zwar bei Hanf die Constanz bestätigt, sah aber bei Rumex Acetosella und Spiraea in Folge von Dichtsaat die Zahl der Männchen um das Doppelte sich steigern, so dass hier also mit mangelhafter Ernährung die Männchen, die überhaupt in gewissem Sinne Kümmerlinge sind, an Zahl zunehmen. Es ist daraus zu folgern, dass im Samen das Geschlecht noch nicht unabänderlich bestimmt sein kann. Sehen wir ja doch auch bei den monöcischen Pflanzen und bei denjenigen mit Zwitterblüthen, dass ein und dasselbe Individuum der Erzeugung beiderlei Geschlechter von vornherein fähig ist. Auch an die Thatsache ist zu denken, dass unter den diöcischen Pflanzen manchmal ausnahmsweise bei weiblichen Individuen einzelne männliche Blüthen vorkommen, wie bei Weiden und Pappeln bekannt ist.

Das Lebensalter der geschlechtlichen Reife, d. h. der Zeitpunkt, wo die Sexualzellen entwickelt werden, fällt natürlich bei den einjährigen Pflanzen schon in das erste Jahr, in welchem das ganze Leben dieser Pflanzen zum Abschluss kommt. Zu diesen sogenannten monokarpen Pflanzen gehören aber auch die Agave-Arten, welche ein hohes Alter erreichen, ehe sie zur Blüthe kommen, nach diesem einmaligen Blühen aber auch absterben. Die meisten Pflanzen aber, welche ein mehr- oder vieljähriges Alter erreichen, setzen wiederholt, im Allgemeinen in jedem Jahre Blüthen und Früchte an, aber sie erreichen diese Geschlechtsreife erst mit einem gewissen Alter. Schon die perennirenden Kräuter pflegen erst, wenn sie ein oder mehrere Jahre alt sind, zum ersten Male zu blühen, wiewohl allerdings manche, wie Trifolium pratense und andere perennirende Papilionaceen, oft schon im ersten Jahre blühen. Ein ziemlich hohes Alter aber müssen die Holzpflanzen erreichen, ehe sie zum ersten Male blühen; es geschieht dies durchschnittlich bei der Fichte im 50., bei der Weißtanne im 30., bei der Kiefer im 15. bis 20., bei der Lärche im 15., bei der Eiche im 60., bei der Rothbuche im 40. bis 50., bei der Hainbuche im 20., bei der Hasel im 10., bei der Birke im 10. bis 12., bei der Erle im 15. bis 20., bei der Ulme im 40., bei der Linde im 25. bis 30., beim Ahorn im 25. bis 30., bei der Esche im 25. Jahre nach der Keimung. Im Allgemeinen pflegen die mehrjährigen Pflanzen vom Zeitpunkte ihrer Blühbarkeit an unter günstigen Umständen jedes Jahr zu blühen. Doch bestehen bei manchen Holzpflanzen (am ausgeprägtesten bei Fagus sylvatica) periodische Schwankungen, indem während einer Reihe von Jahren die Blüthenbildung ausbleibt oder einen weit geringeren Erfolg hat, als in den eigentlichen Samenjahren.

Es sind einige wenige Fälle bekannt, dass bei Pflanzen, wo normal männliche Organe vorhanden sind und die weiblichen Sexualzellen befruchten, die letzteren zuweilen im Stande sind, auch ohne Befruchtung zu einem entwickelungsfähigen Embryo sich auszubilden, eine bei niederen Thieren häufiger vorkommende Erscheinung, die als Parthenogenesis bezeichnet wird. Schon auf jener niedrigsten Stufe der Sexualität, wo die sich vereinigenden Geschlechtszellen noch keinen differenten Charakter besitzen, wie bei der Conjugation, giebt es Fälle, wo statt einer eigentlichen Zygospore eine im Uebrigen dieser gleiche und auch keimfähige Azygospore sich bildet, d. h. wo der Inhalt der einen generativen Zellen schon für sich allein ohne Vermischung mit einer anderen zu einer Spore wird. Bei Pflanzen mit differenten Sexualorganen ist mit Sicherheit nur das zuerst von A. Braun constatirte Beispiel von Parthenogenesis bei Chara crinita bekannt, welche im nördlichen Europa ausschließlich in weiblichen Individuen vorkommt, die jedoch also ohne Befruchtung, ihre Sporenknospen reichlich und keimfähig ausbilden. Es muss sich also bei dieser Pflanze, die früher auf sexuelle Fortpflanzung ebenso wie die anderen Arten von Chara angewiesen war, die Fähigkeit entwickelt haben, aus den weiblichen Zellen auch ohne Befruchtung neue Individuen zu erzeugen. Bei Phanerogamen galt früher als Beispiel parthenogenetischer Fortpflanzung die Coelebogyne ilicifolia, eine neu-

holländische Euphorbiacee, die in unseren Gewächshäusern nur in weiblichen Exemplaren vorkommt und dennoch oft keimfähige Samen hervorbringt. Allein nach Strasburger liegt hier der nämliche Fall vor, den dieser Forscher zuerst an Funkia ovata und Allium fragrans beobachtete: die Embryonen entstehen hier nicht aus den Eizellen, im Embryosack, selbst dann nicht, wenn gelegentlich ein Keimschlauch in die Mikropyle eingedrungen ist; vielmehr wuchern Zellen der Samenknospe in den Embryosack hinein und es entstehen aus diesen Sprossungen nun Embryonen. Auch beim Citronenbaum kommen die mitunter zahlreichen Embryonen eines Samens auf diesem Wege zu Stande, und das Gleiche ist auch bei der Coelebogyne der Fall. Hier handelt es sich also um eine ganz andere Erscheinung, die man als Apogamie bezeichnet, und die ganz analog ist derjenigen, welche de Bary zuerst unter diesem Namen bei manchen Farnkräutern beschrieb, wo sich an den Prothallien Embryonen und junge Pflanzen entwickeln nicht aus Eizellen der Archegonien wie sonst, sondern durch Sprossung aus dem Gewebe des Prothalliums; allerdings an derjenigen Stelle des letzteren, wo im normalen Falle die Archegonien stehen. Diese ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Sprossung aus dem Prothallium ist hier auch überhaupt die einzige; denn Pteris cretica und Asplenium filix femina cristatum besitzen gar keine Archegonien, und bei Asplenium falcatum entstehen auch an solchen Prothallien, welche Antheriden und Archegonien besitzen, die Embryonen dennoch apogam. An vielen anderen Farnen ist aber vergebens nach Apogamie gesucht worden. Es müssen also auch jene wenigen Arten früher normale Geschlechtsorgane besessen und sich sexuell fortgepflanzt haben und erst im Laufe der Zeit unter Verlust der Sexualität die Fähigkeit, auf ungeschlechtlichem Wege Embryonen zu bilden, erworben haben. Im Grunde würden auch diejenigen Fälle zu der Apogamie gerechnet werden müssen, wo die Vermehrung durch Knospenbildung ganz und gar an die Stelle der sexuellen Fortpflanzung getreten ist, wie namentlich bei den unten erwähnten Phanerogamen, die überhaupt keine Samen bilden, sondern durch Zwiebeln oder andere Knospenbildung sich vermehren.

Literatur. Kölreuter, Vorläufige Nachricht, das Geschlecht der Pflanzen betreffend. Leipzig 1761. — C. Sprengel, Das neu entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793. pag. 43. — A. Braun, Die Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. Berliner Akademie. 1856. pag. 311. — Darwin, Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung etc. Stuttgart 1862. — Botan. Zeitg. 1868. pag. 648. — Fritz Müller, Botan. Zeitg. 1868. — Hildebrand, Die Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen etc. Leipzig 1867. — Botan. Zeitg. 1871. Nr. 25—26. — F. Delpino, Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nell regno veget. Atti della soc. ital. d. sc. nat. XIII. 1869. — Botan. Zeitg. 1871. Nr. 26. — H. Müller, Befruchtung der Blumen durch Insekten etc. Leipzig 1873. — De Bary, Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Botan. Zeitg. 1878. — Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878. pag. 63. — Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang etc. Jena 1884. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. pag. 402. — Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. IX. pag. 191. — Zacharias, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Zeitg. 1887. pag. 281. — Campbell, Zur Entwickelungsgeschichte der Spermatozoiden. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 221. — Hoffmann, Ueber Sexualität. Botan. Zeitg. 1885. Nr. 10 u. 11. — Heyer, Untersuchungen über das Verhältniss der Geschlechter . Halle 1883. — Das Zahlenverhältniss der Geschlechter. Deutsche landwirthsch. Presse. 1886. Nr. 25.

§ 105. II. Die vegetative Vermehrung oder Vermehrung durch Knospen. Außer der Fortpflanzung im engeren Sinne, welche durch Sexualorgane vermittelt wird, findet bei vielen Pflanzen eine Erzeugung neuer selbständiger Individuen statt durch bloße Abtrennung von Stücken des Pflanzenkörpers, die dann ohne Weiteres zu neuen Pflan-

zen sich entwickeln; ja bei den niedrigsten Organismen, die noch keine Sexualität besitzen, ist dieses die einzige Art der Fortpflanzung.

Es ist passend, solche der Regeneration fähige Stücke einer Pflanze, ganz ohne Rücksicht auf ihren morphologischen Charakter, also mehr in physiologischem Sinne, generell als Knospen zu bezeichnen. Bei den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen deckt sich dann auch dieser Ausdruck ziemlich mit dem gleichnamigen morphologischen; denn wo hier vegetative Vermehrung vorkommt, sind die von der Pflanze sich trennenden Stücke in der That Knospen oder knospentragende oder knospenerzeugende Theile, und es ist immer eine Knospe im morphologischen Sinne, aus welcher hierbei das neue Individuum hervorgeht. Bei den Thallophyten und Moosen, wo ja die Gliederung des vegetativen Körpers überhaupt einfacher ist, werden wir folgerichtig auch jedes Stück oder jede Zelle des Thallus, welche sich von dem letzteren ablöst und zu einem neuen Individuum regenerirt, Knospe nennen dürfen; nicht minder die vielfach bei diesen Kryptogamen vorkommenden besonderen sporenartigen Zellen, welche ohne sexuelle Zeugung behufs Vermehrung der Pflanze gebildet werden (wie z. B. die als Gonidien bezeichneten Sporen der Pilze).

In der äußeren Erscheinung der vegetativen Vermehrung lassen sich zwei Modalitäten unterscheiden. Entweder werden ohne jede Vorbereitung Stücke, welche zufällig von dem Körper der Pflanze sich abtrennen oder in welche man den letzteren willkürlich zertheilt, zu neuen Individuen. Vielleicht bei allen Pilzen lässt sich das Mycelium in Stücke zertheilen, welche dann selbständig weiter wachsen. Das Gleiche gilt von dem Thallus vieler Algen. Bei den Laubmoosen kann fast jede beliebige Zelle des Vorkeimes, der Wurzelfäden, der Blätter und Sprossaxen unter günstigen Umständen eine selbständige Moospflanze erzeugen. Und bei denjenigen höheren Pflanzen, wo Ausläufer oder Rhizome, die auf oder im Boden umherkriechen, vorkommen, wie bei Farnen, Equiseten, Gramineen, Cyperaceen, Erdbeeren und vielen anderen, lässt sich die Pflanze durch Zertheilung dieser Organe vermehren. Oder aber es werden schon von vornherein morphologisch distincte Organe an der Pflanze gebildet, welche als prädestinirte Vermehrungsknospen in dem obigen Sinne functioniren; dieselben sind natürlich in den einzelnen Klassen des Gewächsreiches von verschiedener morphologischer Qualität.

Bei den Spaltpilzen und Spaltalgen besteht die Fortpflanzung in der Theilung der einzigen Zelle dieser einzelligen Organismen. Der Zerfall in die beiden gleichen Zellen wird hier schon als Knospenbildung zu bezeichnen sein. Bei der Vermehrung der Zelle durch Sprossung, wie sie für die Sprosspilze charakteristisch ist (Fig. 2, S. 4), müssen die Sprosszellen als Knospen gelten. Die eigentlichen Pilze bilden manchmal gewisse Zellen ihres Myceliums (die sogenannten Gemmen) zu Knospen aus; hauptsächlich aber haben die bei den meisten Pilzen außer den geschlechtlich erzeugten Früchten auftretenden besonderen, aber auf ungeschlechtlichem Wege sich bildenden, generell als Gonidien bezeichneten Sporen (die je nach ihrer Form und Bildungsweise wieder Conidien, Stylosporen, Zoosporen

etc. heißen) den Charakter von prädestinirten Knospen; diese gewöhnlich in sehr großer Anzahl gebildeten, von selbst abfallenden Zellen bedingen eine ungeheure Vermehrung dieser Pilze. Ja bei vielen ist diese ungeschlechtliche Knospenbildung die einzige Fortpflanzung, welche überhaupt vorkommt, indem die sexuell erzeugten Früchte entweder noch nie beobachtet worden sind oder doch nur höchst selten zur Entwickelung gelangen, wie bei den Schimmelpilzen Penicillium, Aspergillus, Oidium und bei vielen anderen Conidienzuständen. Bei den Flechten vertreten die sogenannten Flechtengonidien die vegetativen Vermehrungsorgane; auch hier ist oft eine überschwengliche Entwickelung dieser Knospen mit Unterdrückung der eigentlichen Fruchtbildung verbunden. Die höheren Algen besitzen in weiter Verbreitung Zoosporen, die Florideen ruhende sporenartige Zellen, Tetrasporen genannt, welche hier die Rolle von ungeschlechtlichen Knospen spielen und oft die einzigen Fortpflanzungsorgane darstellen.

Lebermoose und Laubmoose haben besondere vegetative Vermehrungsorgane, die hier Brutknospen genannt werden, bald einfache Zellen, die sich von den Blattspitzen der Jungermannien loslösen, bald vielzellige Kerperchen, die wieder in besonderen kelchartigen Behältern stehen, wie bei Marchantia, Lunularia, Tetraphis etc.

Die Gefäßkryptogamen und Phanerogamen bieten verhältnissmäßig wenig Fälle, wo prädestinirte Vermehrungsknospen vorkommen. Die letzteren werden je nach dem Orte ihres Auftretens an der Pflanze und nach ihren Formen unterschieden in:

1. Brutzwiebeln, die Seitenknospen, welche in den Achseln der Zwiebelschalen der Mutterzwiebel stehen, eine der letzteren ähnliche Beschaffenheit annehmen und sich zuletzt von derselben ablösen. Zwiebelgewächse pflanzen sich meist auf diese Art fort, und oft ist dann bei ihnen die Samenbildung unterdrückt.

2. Knospenzwiebeln oder Brutknospen (bulbilli), an oberirdischen Organen entstehende Knospen, deren Blätter zwiebelartig anschwellen und welche leicht abfallen und sich bewurzeln. Sie finden sich in den Achseln der Laubblätter bei Lilium bulbiferum, Dentaria bulbifera etc., häufiger im Blüthenstande an Stelle von Blüthen, wie bei Allium sativum, Polygonum viviparum, Poa bulbosa, etc. Solche Pflanzen bilden natürlich dafür keine Samen und werden als lebendig gebärende (plantae viviparae) bezeichnet.

3. Knospenknöllchen (tuberogemmae), kleine, mit einer kurzen, knollenförmig angeschwollenen, mit Reservestärkemehl reich erfüllten Adventivwurzel versehene Knospen in der Achsel der Laubblätter, besonders bei Ficaria ranunculoides, welche sich reichlich durch diese Organe fortpflanzt und dafür fast nie Samen producirt, trotzdem dass sie regelmäßig blüht.

4. Knollen, umgebildete unterirdische Sprosse mit mächtig entwickeltem, Stärkemehl, Inulin oder Fett als Reservenahrung aufspeicherndem Grundgewebe, welche eine Anzahl ruhender Knospen tragen, sich von der Mutterpflanze absondern und dann zur Vermehrung dienen, und zwar sowohl ganz als in Stücke zerschnitten, vorausgesetzt, dass die letzteren eine Knospe besitzen. Die Kartoffel ist das bekannteste Beispiel. Die gewöhnliche Vermehrung dieser Pflanze beim Kartoffelbau geschieht auf diesem vegetativen Wege.

5. Adventivknospen an Blättern. Unsere einheimische Cardamine pratensis zeigt an ihren Wurzelblättern, und manche Gewächshauspflanzen, wie Bryophyllum, Begonia etc. an allen Blättern, eine Entstehung kleiner Knöspchen, wenn die Blätter oder Stücke derselben auf feuchte Unterlage gelegt werden; die Knospen bewurzeln sich dann und wachsen zu neuen Individuen heran. Auch einige Farne, wie manche Asplenium-Arten, bilden an ihren Wedeln solche Knospen, die bisweilen schon vor ihrer Abtrennung eine gewisse Entwickelung erreichen.

Es giebt auch eine künstliche Vermehrung, deren sich die Gärtner häufig zur Vervielfältigung oder zur Uebertragung einer Varietät auf eine andere bedienen. Absenker oder Ableger sind ganze Zweige, die man in den Erdboden gebogen und, nachdem sie sich dort bewurzelt haben, abgeschnitten hat. Unter Stecklingen

versteht man abgeschnittene Pflanzentheile, welche in die Erde gesetzt worden sind, sich dann bewurzelt und Knospen oder Triebe gebildet haben, die als neue Pflanzen weiter wachsen. Am leichtesten gelingt dies mit abgeschnittenen Sprossen, besonders von Holzpflanzen, doch auch von perennirenden und sogar von einjährigen Kräutern. Sie vernarben dann am organisch unteren Ende durch Callus und treiben daselbst Wurzeln. Auch sogenannte Wurzelstecklinge kann man machen, nämlich aus Wurzelstücken, die dann Adventivknospen bilden. Blattstecklinge liefern die oben erwähnten Pflanzen, deren Blätter Adventivknospen erzeugen. Beim sogenannten Veredeln wird ein entwickelungsfähiger Theil einer Pflanze auf einen anderen lebenden Stamm, den man die Unterlage, das Subject bzw. den Wildling nennt, so übergepflanzt, dass er mit diesem in organische Verwachsung tritt und von ihm erwähnt wird. Diese Operation heißt Oculiren, wenn nur eine Knospe sammt einem Stück der umgebenden Rinde auf den Wildling übertragen wird; in die Rinde des letzteren wird ein Tförmiger Einschnitt gemacht, und hinter die Rindelappen die Knospe mit ihrem Rindeschildchen so eingeschoben, dass die Rückseite des letzteren dem Holzkörper aufliegt; durch Umbindung werden die Theile in ihrer Lage festgehalten. Beim Pfropfen wird ein junger Zweig, das Edelreis oder Pfropfreis, auf den entgipfelten Wildling so aufgesetzt, dass die entsprechend gemachten Schnittflächen beider mit den gleichnamigen Geweben, Holz mit Holz und Rinde mit Rinde, in Berührung kommen. Die Veredelung in diesen beiden Formen ist besonders bei Holzpflanzen ausführbar; doch kann man auch die Augen der Kartoffelknollen auf andere Knollen dieser Pflanze oculiren. Die beim Veredeln eintretende Vereinigung beruht darauf, dass die zellbildungsfähigen Gewebe, also besonders die Cambiumschichten der beiden Theile verwachsen, so dass nothwendiger Weise die darnach von der Cambiumschicht gebildeten Holz- und Rindeschichten ebenfalls im Zusammenhange stehen. Am besten schlägt die Veredelung an zwischen Pflanzen einer und derselben Species, weshalb sie besonders zur Uebertragung von guten Varietäten auf Wildlinge oder andere Varietäten angewendet wird. Eine Verbindung zwischen zwei verschiedenen Species, die dann aber nahe verwandt sein müssen, gelingt überhaupt selten und ist nur in wenigen Fällen möglich, so zwischen Aepfeln und Birnen, Quitten und Birnen, Sauer- und Süßkirschen.

Während wir einerseits im Vorstehenden einige Pflanzen kennen gelernt haben, bei welchen auf Kosten der geschlechtlichen Fortpflanzung die Vermehrung durch Knospen die allein herrschende geworden ist, so ist andererseits auch solcher Pflanzen zu gedenken, bei denen eine vegetative Vermehrung ganz unbekannt ist und unmöglich zu sein scheint, so besonders bei manchen Coniferen, wie Fichten und Tannen, was damit zusammenhängt, dass die Wurzeln dieser Bäume der Bildung von Adventivknospen, und die Stammorgane der Wurzelbildung unfähig sind, während die Laubbäume im Allgemeinen solcher Regenerationserscheinungen leicht fähig sind.

§ 106. III. Das Keimleben. Unter diesem Ausdrucke wollen wir eine Reihe beachtenswerther Erscheinungen zusammenfassen, welche an den Keimen der Pflanzen, in dem obigen allgemeinsten Sinne genommen, zu beobachten sind von dem Zeitpunkte an, wo sie von der Mutterpflanze sich abgetrennt haben, bis zu der Zeit, wo aus ihnen die neue Pflanze zur Entwickelung gekommen ist. Allgemein gehen die Keime zunächst in einen Zustand völliger Unthätigkeit über, in welchem keinerlei Lebensprocesse und Veränderungen an ihnen wahrgenommen werden und sie auch nicht der Lebensbedingungen wachsender Pflanzen bedürfen. Wir nennen diesen Zustand die Keimruhe. Er kann längere oder kürzere Zeit dauern, ohne dass dabei die Keimfähigkeit oder Keimkraft

verloren geht. Darunter verstehen wir die Fähigkeit des Keimes, sein Wachsthum und sonstige Lebensthätigkeiten zu beginnen, sobald die äußeren Bedingungen der Keimung eintreten. Was die letzteren anlangt, so haben wir sie schon früher beim Wachsthum kennen gelernt (S. 384); sie bestehen also in der Anwesenheit von Sauerstoff, weil dieser zur Unterhaltung der mit der Keimung beginnenden Athmung (S. 385, 492) nöthig ist, in gewissen Temperaturgraden, ohne welche das Wachsen unmöglich ist (S. 386), und besonders in der Gegenwart von Wasser. Es wird also der Keimungsprocess, worunter wir das Erwachen der ruhenden Keime zum Leben verstehen, unter gewöhnlichen normalen Verhältnissen durch Zutritt von Feuchtigkeit angeregt. Die Zeit, welche nöthig ist, um nach Eintritt der Keimungsbedingungen den Keim aus der Keimruhe zu erwecken, und welche die Keimdauer genannt wird, ist, auch unter gleichen äußeren Umständen, je nach Pflanzenarten sehr ungleich.

Die Keime aller Pflanzen, sowohl die verschiedenen Arten Sporen bei den Kryptogamen, als auch die Samen der Phanerogamen, bereiten sich für die Keimruhe in zweckmäßiger Weise vor, hauptsächlich dadurch, dass sie beinahe vollständig austrocknen, alles entbehrliche Wasser verlieren. Dadurch wird nicht bloß jede Lebensthätigkeit in ihnen zur Ruhe verwiesen, sondern sie erwerben dadurch auch eine große Unempfindlichkeit gegen widrige Temperaturen, indem sie so die größten Kältegrade ohne Nachtheil ertragen können. Auch mechanisch sind sie gegen äußere Gefahren geschützt, durch harte Umhüllungen, wie sie die Sporen in ihrem Episporium, die Samen in Samen- oder Fruchtschalen besitzen.

Die Dauer der Keimruhe ist im Allgemeinen bei den geschlechtlich erzeugten Keimen größer als bei den vegetativen Vermehrungsorganen. Allbekannt ist dies bei den Phanerogamen: Brutzwiebeln, Brutknospen, Knollen lassen sich höchstens einen Winter über keimfähig erhalten, während die Samen der meisten Pflanzen unter gleichbleibenden günstigen Verhältnissen mehrere Jahre lang ihre Keimfähigkeit behalten; ja es ist durch glaubwürdige Berichte und Untersuchungen festgestellt, dass Samen von mehrhundertjährigem Alter noch gekeimt haben. Allerdings lässt die Keimkraft mit dem Alter nach: im ersten Jahre keimen die Samen am sichersten, in den nächstfolgenden Jahren sinkt das Procent der keimfähigen, erst langsam, dann sehr rasch, wie es vom Klee, von den meisten Gehölzsamen etc. bekannt ist, Aber auch für die Sporen der Kryptogamen gilt die soeben erwähnte Regel. Gerade die sexuell erzeugten Sporen sind in vielen Fällen als eigentliche Dauersporen charakterisirt, welche eine lange Austrocknung vertragen, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüßen, ja oft überhaupt erst nach einer gewissen Ruhezeit zur Keimung zu bringen sind. Entgegengesetzt verhalten sich die ungeschlechtlichen Sporen, wie die Conidien der Ascomyceten, der Peronosporeen, die Uredosporen der Uredineen, welche meist schon nach wenigen Wochen oder Monaten ihre Keimfähigkeit verlieren. Diese Befähigung, nach langer vollständiger Ruhe wieder zum Leben zu erwachen, darf wohl als das Zeichen eines tief eingreifenden Wendepunktes im Lebensverlaufe betrachtet werden, wie er eben nur durch die Sexualität bedingt wird, und man könnte versucht sein alle Sporenarten, die durch besonders lange Dauer der Keimruhe auffallen, für sexuell erzeugte Sporen oder bei den niedrigsten Organismen, wo noch keine Sexualität besteht, sie wenigstens für die Analoga geschlechtlicher Sporen zu halten; so würden die Sporen bei den Spaltpilzen und Spaltalgen, wohl auch die der Ustilagineen, welche ihre Keimfähigkeit mehrere Jahre lang behalten können, hierher zu rechnen sein.

Eine auffallende Erscheinung ist die sehr ungleiche Keimdauer, die wir an den Samen und Sporen der verschiedenen Pflanzen beobachten. Da dieselbe jedoch nur nach dem äußerlichen Hervortreten der Keimtheile beurtheilt wird, so ist damit

nicht gesagt, dass bis zur ersten Auslösung der Lebensprocesse des Keimes, soweit sie auf unsichtbaren inneren Vorgängen beruhen, eine entsprechend lange Zeit vergeht. Besonders schnell keimen die Samen der Cruciferen und Gramineen, welche etwa 2 bis 8 Tage brauchen; beim Mohn, bei der Petersilie und anderen Umbelliferen dauert es ca. 14 Tage; Ricinus keimt erst nach 26 Tagen. Auch die Samen der Holzpflanzen keimen meist langsam; ja einige derselben wie Hainbuche und Esche, liegen sogar über, d. h. sie keimen nicht im ersten, sondern erst im zweiten Frühlinge nach der Aussaat. Aehnliche Ungleichheiten bestehen auch bei den Sporen der Kryptogamen. Im Allgemeinen keimen diejenigen von kurzdauernder Keimfähigkeit sehr schnell, z. B. die Uredosporen der Uredineen, die Conidien der Peronosporeen etc. bei günstiger Temperatur nach wenigen Stunden, während die Dauersporen in der Regel erst nach Ablauf des Winters und auch dann entschieden langsamer aufkeimen. Worauf es beruht, dass viele Pilzsporen, trotz erlangter Reife und Gegenwart von Feuchtigkeit, in der Keimung zurückgehalten werden, so lange sie sich in den Früchten, z. B. in den Sporenschläuchen befinden, während sie, aus diesen hervorgetreten, in der kürzesten Zeit zum Keimen gelangen, ist noch nicht beantwortet.

§ 107. IV. Eigenschaften der Nachkommen. Vererbung. Variation. Auch im Pflanzenreiche ist es ein allgemeines Gesetz, dass die Nachkommen in allen wesentlichen Merkmalen mit denjenigen Wesen übereinstimmen, die an ihrer Erzeugung betheiligt waren. Die Eigenschaften der Pflanzen sind also im Allgemeinen durch Vererbung überkommen. Die letztere ist in der Regel am vollständigsten bei der vegetativen Vermehrung; denn durch sie werden alle, oft die geringfügigsten Merkmale und so auch die für bloße Varietäten und Sorten charakteristischen Eigenschaften übertragen, während bei der sexuellen Fortpflanzung durch Samen zwar sicher alle Charaktere der Species, aber nicht immer alle Eigenschaften von Varietäten und Sorten wieder gewonnen werden. So bekommt man aus den Samen edler Obstsorten nur wieder die wilde Stammform und muss daher, um jene in ihren Eigenschaften zu erhalten, sie auf vegetativem Wege, d. h. durch Oculiren oder Pfropfen (S. 662) vermehren. Dies ist auch sehr wohl erklärlich, da die zur vegetativen Vermehrung benutzten Knospen ein ebensolches Product geben müssen, wie der Zweig, der ja seinem Stamme völlig gleicht. Immerhin werden auch durch die sexuelle Fortpflanzung mittelst Samen die allermeisten Eigenschaften der Eltern in überraschender Gleichheit auf die Nachkommen vererbt. Es gehen von jenen auf diese nicht nur alle wichtigen specifischen Charaktere, sondern auch viele geringfügig erscheinenden Merkmale über: außer allen normalen Gestalts- und Größenverhältnissen der Organe, den Eigenthümlichkeiten des inneren Baues, den Befähigungen zu eigenartigen Stoffbildungen werden auch oft gewisse Charaktere von Varietäten und Sorten durch Samen übertragen, auch Zeit und Dauer der Entwickelungsperioden, Anpassungen an äußere Verhältnisse, wie an Standort, Boden, Klima etc., ja sogar manchmal krankhafte Charaktere, wie z. B. gewisse Missbildungen der Blätter, Blüthen oder Früchte, die Panachirung der Blätter (S. 613) etc. Bei der sexuellen Fortpflanzung sind beide Geschlechter zugleich maßgebend für die Eigenschaften der Nachkommen; es ist dies freilich in der Regel deshalb nicht nachweisbar,

weil die sich vereinigenden Geschlechter gewöhnlich derselben Species, oft demselben Individuum angehören, also alle Merkmale theilen; aber aus den unten angeführten Thatsachen, welche bei der Bastardirung beobachtet werden, ergiebt sich dies unzweifelhaft.

Aber sehr oft treten bei der Fortpflanzung, unter gleichen äußeren Einflüssen, also anscheinend ohne alle äußere Ursache, an einzelnen oder vielen Nachkommen einer Pflanze neue Merkmale auf, die keines der Eltern besass. Man nennt diese Erscheinung Variation und die neuen Pflanzenformen Varietäten oder Spielarten. Diese neuen Merkmale sind aber nur solche, welche die Charaktere der Species nicht treffen; so variiren die Blätter in Form, Farbe und Farbenzeichnung, insbesondere auch als panachirte oder ganz bleichsüchtige (S. 643), Blüthen und Früchte ändern vielfach nach Größe, Farbe und Geschmack; auch Zeit und Dauer der Entwickelungsperioden der Pflanze können unter die variabeln Merkmale fallen. Solche zufällig neu auftretenden Eigenschaften gehen jedoch in den meisten Fällen bei Fortpflanzung durch Samen wieder verloren und die Pflanze nimmt den Charakter der Stammform wieder an, so dass man jene nur durch vegetative Vermehrung, d. h. durch Pfropfen fixiren kann (S. 662). Es gehört hierher auch die Erscheinung, dass nach Ueberspringung einer oder mehrerer Generationen Merkmale der Vorfahren wiederkehren, der sogenannte Rückschlag oder Atavismus, von dem man auch im Pflanzenreiche Beispiele hat. Andererseits können aber auch durch Variation erworbene neue Merkmale bei der Fortpflanzung durch Samen sich erhalten, also erblich werden. Es entstehen dadurch die erblichen Varietäten; Beispiele hierfür sind die Varietäten des Kohls (Brassica oleracea), als Kohlrabi, Kopfkohl, Blattkohl, Rosenkohl, Blumenkohl etc., die samenbeständig geworden sind, ferner der weißblühende Flachs, die gegrannten Varietäten des Hafers und Weizens etc. Wenn man nun bedenkt, dass der Unterschied zwischen Varietät und Species nur ein gradueller ist, so ist die Annahme eine naheliegende, dass auch die verschiedenen Arten durch Variation und Erblichwerden aus einander hervorgegangen sind. Gelten ja doch einige Pflanzenformen für eigene Species, die sehr wohl erblich fixirte Varietäten sein können, wie Datura Tatula, welche durch violette Blüthen von D. stramonium, Anagallis coerulea, welche durch blaue Blüthen von der rothblühenden A. arvensis, und Avena orientalis, welche durch die einseitswendige Rispe von A. sativa verschieden ist. Die Möglichkeit der Entstehung der Arten auseinander auf dem Wege allmählicher Variation wird auch durch eine andere Beobachtungsthatsache annehmbar, dass nämlich oft äußere Verhältnisse einen gewissen Einfluss auf die Entstehung neuer Merkmale ausüben, nämlich Veränderung der Ernährung, des Standortes, des Klimas u. dergl., so dass also immerhin denkbar ist, dass durch den Wechsel dieser Factoren neue Pflanzenformen sich ergaben.

Geschlechtliche Zeugung ist auch zwischen zwei verschiedenen Arten oder Varietäten möglich, jedoch nur wenn dieselben systematisch sehr nahe verwandt sind, im Allgemeinen nur innerhalb einer und derselben

Gattung. Die daraus hervorgehenden Nachkommen, welche **Bastarde, Mischlinge, Blendlinge** oder **Hybride** heißen, zeigen gemäß dem Gesetze der Vererbung die Merkmale beider Eltern vereinigt. Im Allgemeinen hält der Bastard die Mitte zwischen den Stammformen, entweder so, dass die Merkmale der letzteren am Bastard wirklich vermengt sind, indem in Größe, Gestalt und Färbung wahre Mittelbildungen zu Stande kommen, oder so, dass das eine Merkmal vom Vater, das andere von der Mutter unverändert angenommen wird. Doch treten nach dem Gesetze der Variation auch am Bastard oft neue Merkmale auf. Eine Begünstigung der Stengel-, Blatt- und Blüthenbildung, dagegen eine Schwächung der Zeugungskraft sind besonders hervorstechend.

Die beste Gelegenheit, die Erscheinung des Variirens zu beobachten und zu studiren, bietet sich, wenn man viele Samen einer und derselben Stammpflanze gleichzeitig und unter ganz gleichen Verhältnissen aussäet; es kommen dann unter den Pflanzen, die man dadurch gewinnt, oft einzelne vor, die irgend welche neue Merkmale besitzen. Der gewöhnlichste Fall ist ja nun der, dass, wenn einmal ein neues Merkmal zum Vorschein kommt, dasselbe an dem ganzen betreffenden Individuum, d. h. an allen gleichnamigen Organen desselben sich ausdrückt. Aber es kommt auch vor, dass nur an einzelnen Knospen oder Trieben einer Pflanze neue Merkmale sich zeigen. Eine solche sogenannte **Knospenvariation** liegt vor, wenn bisweilen einzelne Blüthen sich in anderer Farbe entwickeln als die übrigen desselben Stockes, z. B. an Georginen, Hyacinthen, Tulpen, Mirabilis etc., ferner wenn einzelne panachirte oder ganz bleichsüchtige Sprosse an Holzpflanzen, die rein grüne Blätter besitzen, auftreten, oder wenn das Umgekehrte der Fall ist, desgleichen wenn an Baumvarietäten mit zerschlitzten Blättern (z. B. von Fagus und Carpinus) einzelne Knospen normale ganzblattrige Triebe hervorbringen; der letztere Fall ist augenscheinlich ein Rückschlag auf die typische Form.

Dem Umstande, dass äußere Verhältnisse einen gewissen Einfluss auf das Variiren haben, verdanken die Gärtner und Pflanzenzüchter das Entstehen mancher neuen Varietät. Um solche zu erzielen, werden die Pflanzen in gutem Boden oder in verschiedenartigen Bodenmischungen oder Düngungen oder unter anderweit abgeänderter Behandlung kultivirt. Die jetzt in zahlreichen schönen und großblüthigen Varietäten vorhandenen Pensées sind nachweislich aus der kleinblütigen wildwachsenden Viola tricolor durch die Cultur in den Gärten hervorgegangen. Die Mohrrübe schlägt auf unfruchtbarem Boden wieder in die wilde Form mit dünner, holziger, zuckerarmer Wurzel zurück, während sie bei Cultur in gutem Gartenboden dicke, fleischige, zuckerreiche Wurzeln bekommt. In einigen Fällen hat man nachweisen können, dass die in verschiedenen Klimaten vorkommenden Varietäten wirklich durch die veränderten klimatischen Verhältnisse erzeugt sind. So ließ sich z. B. nach Flahoult durch vergleichende Aussaaten der Samen einer und derselben Pflanzen in Paris und Upsala feststellen, dass die lebhaftere Farbe der Blüthen und die ansehnlichere Größe der Blätter in den nördlichen Breiten Folgen der längeren täglichen Beleuchtungsdauer daselbst sind. Pflanzen südlicher Gegenden im Norden angebaut passen sich allmählich dem nördlichen Klima an, indem sie zu Varietäten mit kürzerer Vegetationsdauer werden. Da nun aber das veränderte Klima, der veränderte Boden etc. oft in der ersten oder in den ersten Generationen die ursprünglichen Eigenschaften der Pflanzen nicht gleich wieder zu verändern vermag, so können wir durch den Anbau nördlicher Varietäten wegen der kurzen Vegetationsdauer, die diesen eigen ist, eine schnellere Reife und zeitigere Ernte erzielen. Ebenso lassen sich manche gute Getreidesorten, die in gewissen Gegenden wegen der dort vereint gegebenen zusagenden Bedingungen entstanden sind, zunächst mit ziemlich denselben Eigenschaften auch in anderen Gegenden, denen jene Bedingungen zum Theil fehlen, cultiviren. Aber bei fortgesetzter Inzucht von Samen gehen in der neuen Gegend

den Pflanzen nach einigen Generationen die vortheilhaften Eigenschaften wieder verloren, so dass man die letzteren nur durch Samenwechsel erhalten kann. Dass die neuen Merkmale bei Veränderung der äußeren Verhältnisse sich nicht plötzlich einstellen, sondern die alten durch Erblicheit zunächst festgehalten werden und erst allmählig sich verlieren, fand Mer auch an Wasserpflanzen: bei Isoetes und Littorella fahren die im Schlamm wachsenden Formen, in feuchte Luft versetzt, erst noch eine Zeit fort, die dem nassen Medium entsprechenden Blattformen zu bilden, worin sich ebenfalls unzweifelhaft der Einfluss der Erblichkeit zu erkennen giebt.

Zur Bastardbildung, Hybridation oder Kreuzung sind nicht alle Pflanzen in gleichem Grade geneigt. Unter den Kryptogamen giebt es nur wenige sichere Fälle. Durch Vereinigung von Antheridien mit Oogonien ist es bei Tangen gelungen, hybride Keimpflanzen zu erzeugen. Bei den Moosen und Farnkräutern ist wegen des geselligen Wachsthums der Pflänzchen und Vorkeime Gelegenheit zur Uebertragung von Spermotozoiden der einen Pflanze auf die Archegonien einer andern gegeben; und man kennt hier thatsächlich einige hybride Formen. Weit häufiger ist die Kreuzung bei den Phanerogamen, wo sie in der Uebertragung des Pollens der einen Species auf die Narbe der anderen besteht und theils auf natürlichem Wege durch Wind oder Insekten, theils auf künstlichem Wege mittelst eines Pinsels geschieht. Zur Erzielung reiner Resultate muss man der zu bestäubenden Blüthe die eigenen Staubbeutel, bevor dieselben aufgesprungen sind, wegschneiden und die Blüthe auch später vor Zutritt fremden Pollens schützen. Der Bastardirung besonders günstig sind die Salicaceen, von deren 32 europäischen Arten über 70 wildwachsende Bastarde bekannt sind, die Scrophulariaceen (besonders Verbascum), Solanaceen, Caryophyllaceen (Dianthus, Lychnis, Silene), Rosaceen (Rosa und Rubus), Onagraceen (Epilobium), Compositae (besonders Cirsium). In vielen anderen Familien sind Kreuzungen gar nicht oder nur bei einzelnen Arten bekannt, wie unter den Labiaten, Cruciferen, Papilionaceen, Umbelliferen etc. Während, wie schon erwähnt, die Blüthen der Bastarde oft in vermehrter Zahl, größer, schöner gefärbt und wohlriechender gebildet werden als bei den Stammformen, ist ihre Zeugungskraft geschwächt, sei es dass Staubgefäße und Samenknospen verkümmern oder dass wenigstens der Pollen nicht gehörig ausgebildet ist oder dass trotz der Befruchtung der Embryo oft missräth. Doch erzeugen auch Bastarde nicht selten keimfähige Samen, aber dann meist in geringerer Menge als ihre Eltern, und wenn solche Nachkommen wiederum sich befruchten, so vermindert sich die Fruchtbarkeit mit jeder weiteren Generation. Ueberhaupt ist, je weiter die Stammeltern verwandtschaftlich von einander entfernt sind, die sexuelle Schwächung der Hybriden um so größer. Wird ein Bastard mit dem Pollen einer der beiden elterlichen Formen bestäubt, so hat dies in der Regel besseren Erfolg als die Befruchtung mit dem eigenen Pollen, und es werden dadurch Nachkommen erzeugt, die der betreffenden Stammform ähnlicher sind. Man kann also, wenn die Bestäubung in der gleichen Weise mehrere Generationen hindurch wiederholt wird, eine Species endlich in eine andere überführen. — Mitunter hat die Bestäubung einer Blüthe mit dem Pollen einer anderen Species oder Varietät schon einen directen Einfluss auf die dadurch erzeugte Frucht. An solchen sogenannten Mischfrüchten sind zugleich gewisse Merkmale der Frucht derjenigen Form vorhanden, welche die Befruchtung ausgeübt hat. So bekommt man z. B. an Aepfeln Farbenzeichnungen, die von beiden elterlichen Formen herrühren, am Mais neben Körnern von der eigenen Farbe auch solche, an denen die Farben des Vaters vertreten sind.

Auch auf vegetativem Wege, nämlich durch Pfropfung, werden Merkmale der einen Pflanzenform auf eine andere übertragen, wie durch die Versuche und Beobachtungen von Hildebrand, Pfitzer, Bouché, Lindemuth und Magnus erwiesen ist. Es entstehen dadurch sogenannte Pfropfhybride. Wenn von Evonymus japonicus oder von Abutilon-Arten die Varietäten mit panachirten Blättern auf die nicht panachirte Stammform gepfropft werden, so bekommen häufig die der Pfropfstelle nahe stehenden neuen Triebe der letzteren ebenfalls gescheckte Blätter, und umgekehrt übertragen sich auch Merkmale der Unterlage auf das Pfropfreis. Der seit längerer

Zeit in den Gärten bekannte Cytisus Adami ist nach A. Braun entstanden aus einer Knospe von Cytisus purpureus, welche auf Cytisus Laburnum gepfropft worden ist, und ist seitdem durch Ableger vermehrt worden. Er theilt mit letzterem den baumartigen Wuchs und die vielblüthigen Trauben, mit ersterem die rothen Blüthen und die Kahlheit der Blätter, Kelche und Fruchtknoten, und ist constant unfruchtbar. Manchmal bildet er Sprosse, welche die Merkmale der einen oder der anderen Stammform rein oder auch neben einander zeigen. Erwähnenswerth sind auch die Kartoffel-Pfropfhybride, durch die man neuerdings die guten Eigenschaften zweier Sorten zu vereinigen trachtet. Man schneidet den Knollen alle Augen aus, setzt in einen Ausschnitt ein genau passendes Stück mit Augen des anderen Knollen und bindet es mittelst Bast fest, oder man zerschneidet die schon angetriebenen Knollen in zwei mit Schösslingen versehene Theile und legt die Schnittflächen je zweier Sorten mittelst eines festen Verbandes an einander. Die neuen Knollen, die aus solcher Saat geerntet werden, zeigen dann oft die verschiedene Farbe, Gestalt und Größe der beiden Stammformen vermischt.

Auf die Thatsache der Variation stützt sich auch die von Darwin begründete Descendenztheorie oder die Hypothese von der Entstehung der Arten. Wenn unter den Nachkommen einer Pflanze die Individuen mit gewissen neuen Merkmalen ausgewählt werden und zur Fortpflanzung durch Samen gelangen, so werden in Folge der Vererbbarkeit der neuen Merkmale neue Pflanzenformen gezüchtet. Diese Zuchtwahl oder Züchtung kann nun nach Darwin eine künstliche oder eine natürliche sein. Ersteres ist der Fall, wenn ein Pflanzenzüchter systematisch versucht, gewisse Varietäten, auf die er es abgesehen hat, zu fixiren. Eine natürliche Züchtung liegt vor, wenn diejenigen Individuen, welche den verschiedenen äußeren Verhältnissen, denen sie ausgesetzt sind, am besten entsprechen, die anderen Individuen, die mit weniger günstigen Eigenschaften ausgestattet sind, überleben und sich allein fortpflanzen. Dieser Kampf ums Dasein, wie ihn Darwin zutreffend genannt hat, den alle lebenden Wesen zu kämpfen haben, entscheidet über die Zerstörung oder Erhaltung der neuen Lebensformen, welche immerfort durch die Variabilität zum Vorschein kommen. Es tritt dadurch eine natürliche Anpassung oder Adaptation an die gegebenen Verhältnisse ein, indem diejenigen Eigenschaften, welche den äußeren Bedingungen, unter denen die Pflanze zu leben gezwungen ist, am meisten Rechnung tragen, d. h. ihnen am vollkommensten angepasst sind, sich am sichersten vererben und fixiren. Bei näherer Ueberlegung sieht man jedoch leicht ein, dass durch diese Voraussetzungen allein die Entstehung der Pflanzenwelt in der Mannigfaltigkeit, Großartigkeit und Vollkommenheit ihrer Formen aus den einfachsten niedrigsten Anfängen, mit denen sie zuerst begonnen haben muss, unmöglich erklärt werden kann. Sehr richtig hat Nägeli darauf hingewiesen, dass schon in jeder Pflanze selbst die Tendenz liegen müsse, nach einer bestimmten Richtung hin zu variiren und zwar dahin, die morphologische Differenz zu steigern, dass also ein innerer Trieb zu höherer Differenzirung, zur Vervollkommnung in den belebten Wesen vorhanden sein muss. Der Kampf ums Dasein kann nur die Anpassung der einzelnen Form bewirken. Die Annahme dieses Vervollkommnungstriebes, so unbekannt derselbe auch seinem innersten Wesen nach sein und bleiben mag, gehört dazu, um das Räthsel der Entstehung der Lebewelt auf unserer Erde zu lösen.

Literatur. 1. Ueber Vererbung und Variation. Darwin, On the origin of species. London 1860. — Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestication. Stuttgart 1868. — A. Braun, Abhandl. d. Berliner Akad. 1859. pag. 219. — Naudin, Compt. rend. 1864. T. 59. pag. 837. — Godron, Mém. de l'acad. de Nancy. 1864. — Nägeli, Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. 15. Dec. 1865, 10. März 1866. — Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865. — Hoffmann, Bestimmung des Werthes von Species und Varietät. Gießen 1869. — Variationsversuche. Botan. Zeitg. 1872. Nr. 29; 1875. Nr. 37; 1876. Nr. 35; 1881. pag. 345 ff.; 1882. pag. 483; 1887. pag. 24 ff. — Mer, Sur les variations des plantes suivant les milieux. Bull. de la soc. bot. de France. 1881. pag. 87. — Flahault,

Ann. d. sc. nat. Botan. 6. sér. T. IX. pag. 159. — Focke, Die Culturvarietäten der Pflanzen. Naturw. Ver. Bremen 1887. pag. 447.

2. Ueber Bastardirung. Kölreuter, Vorläufige Nachricht, das Geschlecht der Pflanzen betreffend. Leipzig 1761—66. — Thuret, Ann. des sc. nat. 1855. — A. Braun, Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851. pag. 329. — Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. Stuttgart 1869. Wichura, Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreiche. Breslau 1865. — Nägeli, Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. 15. Dec. 1865; 13. Jan. 1866. — Kerner, Können aus Bastarden Arten werden. Oesterr. bot. Zeitschr. XXI. Nr. 2. — Hildebrand, Botan. Zeitg. 1865. Nr. 31; 1868. Nr. 20; 1869. Nr. 22. — Pfitzer, Pfropfhybride. Daselbst. 1869. pag. 839. — Bouché, Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 17. Juli 1871. — Magnus, Daselbst. 17. Oct. 1871. — A. Braun, Ueber Cytisus Adami, Daselbst, 17. Juni 1873. — Lindemuth, Vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landwirthsch. Jahrb. 1878. pag. 887.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

LEHRBUCH

DER

BOTANIK

NACH DEM

GEGENWÄRTIGEN STAND DER WISSENSCHAFT

BEARBEITET

VON

DR. A. B. FRANK

PROFESSOR AN DER KÖNIGLICHEN LANDWIRTHSCHAFTLICHEN HOCHSCHULE
ZU BERLIN.

II

ZWEITER BAND

ALLGEMEINE UND SPECIELLE MORPHOLOGIE.

MIT 417 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT

SOWIE EINEM SACH- UND PFLANZENNAMEN-REGISTER ZUM I. UND II. BAND.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1893.



INHALTSÜBERSICHT.

Viertes Buch.

Allgemeine Morphologie.

Fünftes Buch.

Specielle Morphologie oder Systematik.

ERKLÄRUNG DER ZEICHEN.

⊙ einjährige Pflanze (S. 254).

(··) zweijährige Pflanze (S. 254).

♃ perennirende Pflanze (S. 254).

♄ Strauch und Baum (S. 255).

☿ Zwitterblüthe (S. 322).

♂ männliche Blüthe oder Pflanze (S. 322).

♀ weibliche Blüthe oder Pflanze (S. 322).

· · zygomorphe Blüthe (S. 322).

P, *K*, *C*, *A*, *G* in den Blüthenformeln vergl. S. 322.

Viertes Buch.

Allgemeine Morphologie.

§ 108. **Unterscheidung der Gestalten im Pflanzenreiche.** Die auf unserer Erde vorkommenden Pflanzenformen werden unterschieden durch Vergleichung der Gestalten der Pflanzen und ihrer Theile. Die wissenschaftliche Betrachtung dieser mannigfaltigen Gestalten bildet die Aufgabe der Morphologie der Pflanzen. Die letztere ist also unzertrennlich von der botanischen Systematik, d. h. von der systematischen Anordnung der auf der Erde lebenden Pflanzenformen, eben weil diese auf die gestaltlichen Unterscheidungsmerkmale der letzteren begründet wird. Beschränkt sich die Morphologie auf diese Aufgabe, d. h. also darauf, die unterscheidenden gestaltlichen Merkmale der einzelnen Pflanzenformen oder Species zu ermitteln und zu beschreiben, so kann man sie als specielle Morphologie oder wie gesagt auch als Systematik bezeichnen. Diese Wissenschaft begnügt sich nun freilich nicht damit, die unsere Erde bewohnenden Pflanzenformen nur einfach zu katalogisiren, sondern sie fragt auch, woher sie ihre einstmalige Entstehung herleiten; sie nimmt an, dass die verschiedenen Pflanzenformen von gewissen gemeinsamen Vorfahren abstammen. Denn deutlich zusammenhängende Ketten aufsteigender Entwickelung, die sich durch das gegenwärtige Pflanzenreich verfolgen lassen, sowie die noch auffindbaren Ueberreste von Pflanzen, die in älteren Erdperioden gelebt haben, drängen uns auf das Bestimmteste zu der Anschauung, dass die jetzt lebenden Pflanzenformen nicht als solche direct erschaffen worden sind, sondern dass das Pflanzenreich aus einfachen Anfängen, deren Nachkommen zum Theil jetzt noch unverändert leben, durch allmähliche Umwandlungen nach und nach hervorgegangen ist. Im Lichte dieser Betrachtung, die man als die phylogenetische bezeichnet, gewinnt das System des Pflanzenreiches mehr und mehr die Bedeutung eines Stammbaumes der Pflanzenwelt, und das denkbar vollkommenste System würde dasjenige sein, welches uns alle Pflanzengruppen an der richtigen Stelle in diesem phylogenetischen Bilde zeigte. Die Erreichung dieses Zieles wird uns ewig versagt bleiben, weil das irdische Werden in den früheren Jahrtausenden sich menschlicher Zeugenschaft entzieht. Aber selbst wenn

jener Stammbaum klar gezeichnet vor uns läge, würde die Wissenschaft unbefriedigt vor etwas Unerklärtem stehen. Warum die Pflanzenwelt sich gerade zu diesen bestimmten Formen entwickelte, vermag auch die phylogenetische Systematik nicht zu beantworten.

Aber eben die Ueberzeugung, dass alle Pflanzen mit einander verwandt sind, dass sie ihren Ursprung aus gewissen gemeinsamen Anfängen herleiten, hat die Morphologie wiederum andererseits zu der Nachforschung gedrängt, ob nicht in der Vielheit der Gestalten eine gewisse Einheit sich auffinden lasse, ob nicht in allen Pflanzenformen etwas zurückgeblieben sei, was durch den räthselhaften Drang zur Umformung und Vervollkommnung der Gestalten und durch die Veränderungen, welche der Wechsel äußerer Lebensbedingungen hervorbrachte, unberührt gelassen worden und sich so als das specifisch Pflanzliche an allen Gestalten erhalten habe. Die Erörterung, ob und wie weit sich etwas Gemeinsames in den Gestaltsverhältnissen der Pflanzen auffinden und allgemeine morphologische Gesetze gewinnen lassen, bildet den Gegenstand einer besonderen morphologischen Betrachtung, nämlich der allgemeinen Morphologie, und mit dieser werden wir uns zunächst beschäftigen.

Es wäre nun aber ganz verfehlt, wenn man irgend eine einzelne gewöhnliche Pflanze, z. B. eine Getreidepflanze oder eine Palme oder einen Baum, wählen wollte, um sie als Bild für eine allgemeine pflanzliche Gestalt zu benutzen. Wie im Thierreiche, so giebt es auch im Pflanzenreiche Lebensformen von größter Einfachheit der Gestalt und von unendlicher Kleinheit; eine einzige mikroskopisch kleine Zelle, die aus einem unwägbaren Quantum vegetabilischen Stoffes besteht, von kugeliger, ellipsoidischer oder ähnlich einfacher Form macht oft den ganzen pflanzlichen Organismus aus, in welchem alle Processe, die zur Erhaltung und Fortpflanzung des Individuums nöthig sind, sich abspielen; so z. B. bei den Spaltpilzen und bei vielen Algen. Steigen wir von diesen untersten Stufen des Pflanzenreiches etwas weiter hinauf, so begegnen wir alsobald Formen, die, zwar meist noch immer von mikroskopischer Kleinheit, und erst weiterhin von größeren Dimensionen sind, aber doch schon einzelne Theile von verschiedener Gestalt unterscheiden lassen, in denen wir auch schon Organe für besondere Functionen erkennen. Während in jenen Fällen in dem gestaltlich nicht differenzirten Körper der einfachen Zelle alle Lebensfunctionen vereint sind, sehen wir in dem Maße, als eine räumliche Gliederung des Pflanzenkörpers hervortritt, auch die einzelnen Lebensfunctionen an diese Glieder sich knüpfen. Ueberhaupt sind die Glieder eines Pflanzenkörpers immer zugleich auch besondere Organe, d. h. Werkzeuge für eine bestimmte physiologische Arbeit, und verschiedenartig gestaltete Glieder derselben Pflanze dienen im Allgemeinen auch verschiedenen Functionen; ja es ist in den meisten Fällen deutlich erkennbar, wie die physiologische Rolle, die einem Organe zufällt, die Gestalt und den Bau desselben beherrscht, denn die letzteren erweisen sich überall als dazu vollkommen zweckmäßig.

So könnte es denn scheinen, als ob die Morphologie gerade den

physiologischen Charakter der Pflanzentheile bei ihren Betrachtungen nothwendig berücksichtigen müsse, als ob sich die Pflanzentheile nur unterscheiden und classificiren lassen, wenn man sie zugleich als Organe auffasst. Nun ist es aber der Morphologie gelungen, zu zeigen, dass ein rein morphologisches Wesen das Primäre, die Ausbildung desselben für functionelle Zwecke das Secundäre ist. Wir können bei der Betrachtung der Pflanzentheile ganz von ihren Functionen absehen und zunächst nur fragen, wo und wie sie sich bilden und in welchen räumlichen Beziehungen sie zu einander stehen. Wir gelangen dann zu dem Ergebniss, dass die mannigfaltigen Pflanzentheile, die in ihren fertigen Zuständen sehr verschiedenen Functionen angepasst sind, sich auf einige wenige Grundformen zurückführen lassen. Für die letzteren sind allein ihre jüngsten Zustände, ihre gegenseitige Stellung und relative Zeit der Entstehung maßgebend, nicht aber die definitive Ausbildungsform, welche sie im fertigen Zustande besitzen. Mit der Unterscheidung dieser Grundformen gewinnen wir also die rein morphologischen Begriffe, die uns hier beschäftigen werden. Bei dieser Betrachtungsweise erkennen wir dann wirklich, dass morphologisch gleichnamige Glieder zu sehr verschiedenen Organen im physiologischen Sinne ausgebildet werden. So kann z. B. die Grundform, welche wir als Blatt bezeichnen, in dem einen Falle als grünes Laubblatt, in einem anderen als schalenartiges Gebilde, wie bei den Schalen der Zwiebel, in einem dritten Falle als Ranke oder als Dorn, wieder an anderer Stelle, nämlich in der Blüthe als Kelch oder Blumenkrone, oder sogar als Staubgefäß oder endlich als Carpell erscheinen. Und ähnliches lässt sich auch von den anderen morphologischen Grundformen sagen. Nimmt man also den Begriff Blatt in diesem abstracten verallgemeinerten Sinne, so kann man die verschiedenen soeben aufgezählten Gebilde, soweit sie morphologisch unter den Begriff des Blattes fallen, metamorphosirte oder besser modificirte Blätter nennen. Es ist nämlich der schon seit langer Zeit in der botanischen Morphologie gebräuchliche Ausdruck Metamorphose hier nicht recht passend gewählt, denn es kann keine Rede davon sein, dass Blätter von einer bestimmten Ausbildungsform sich nachträglich wirklich umwandeln in andere Organe, vielmehr sind nur die stets undifferenzirten Anfangszustände der letzteren, die sogenannten Anlagen, alle einander gleich oder wenigstens sehr ähnlich. Denn in diesem Zustande stellen sie alle kleine an der Oberfläche des Stammes hervortretende Höcker gleichmäßig aus embryonalem Gewebe gebildet dar, und erst bei ihrer weiteren Entwickelung wachsen sie zu dieser oder jener Gestalt heran und bilden aus ihrem embryonalen Gewebe diese oder jene Gewebeformen, entsprechend ihren verschiedenen Functionen; dadurch erreichen sie ihren Dauerzustand, der nun in keinen andern mehr sich umwandeln kann. Es wird aber aus dem Gesagten einleuchten, wie bei den Pflanzen physiologisch ganz verschiedene Theile morphologisch äquivalent sein, und umgekehrt physiologisch homologe Organe unter ganz verschiedene morphologische Begriffe fallen können.

Um sich die morphologischen Grundformen klar zu machen, ist es gut, dies mit der Betrachtung zu beginnen, wie dieselben im Pflanzenreiche phylogenetisch sich allmählich entwickelt haben aus der indifferenten Form, in welcher die Uranfänge pflanzlichen Lebens auf der Erde aufgetreten sind. Es ist schon oben erwähnt worden, dass die einfachsten Pflanzenformen, die noch heute auf unserer Erde leben, und mit denen die Pflanzenwelt einstmals ihren Anfang genommen haben muss, mikroskopisch kleine, einzelne Zellen sind. Die Schizophyten, Diatomaceen, Conjugaten, Chytridiaceen und die Hefepilze stellen solche niedrigste einzellige Pflanzenformen vor. Das Individuum ist hier eine einzige Zelle ohne äußere Gliederung der Gestalt von kugelrunder oder länglicher regulärer Form (vergl. z. B. I., S. 4, Fig. 2). Eine solche im Wasser freischwimmende oder an Gegenständen unter Wasser festsitzende Zelle übt alle Functionen zugleich aus, welche zur Erhaltung des Individuums nöthig sind: sie nimmt durch Diosmose die Nährstoffe in gelöster Form in sich auf, sie assimilirt dieselben und bildet daraus die Pflanzensubstanz, sie unterhält den Athmungsprocess, sie wächst und sie sorgt auch für ihre Vermehrung, indem sie schließlich durch Zelltheilung oder Sprossung neue gleichartige Individuen erzeugt. Es ist dabei im Grunde gleichgültig, ob die auf diese Weise entstehenden neuen Individuen sich alsbald von einander trennen, so dass jedes immer vollständig isolirt lebt, oder ob sie längere Zeit im Zusammenhange bleiben, indem sie zu Fäden oder anders gestalteten Zellencomplexen vereinigt erscheinen. Im letzteren Falle handelt es sich nur um einen äußerlichen Zusammenhang der einzelnen einzelligen Individuen, wobei jedes doch immer nur für sich thätig ist und ebenso gut auch ohne diesen Zusammenhang existiren kann. Man nennt solche Vereinigungen bloß äußerlich mechanisch verbundener einzelliger Individuen Colonien: sie kommen unter den obengenannten Pflanzen vielfach vor. Eine solche einfache Pflanzengestalt lässt natürlich ein Oben und Unten oder ein Vorn und Hinten nicht unterscheiden. Aber sehr bald kommt der Unterschied eines oberen und unteren Endes zum Ausdruck und es ist damit der bei allen übrigen Pflanzen charakteristisch bleibende Formtypus erreicht, auf den selbst die complicirtesten höheren Pflanzenformen im Grunde sich zurückführen lassen. Nennen wir jene einfachsten Gestalten, an denen noch kein Oben und Unten vorhanden ist, apolare, so können alle übrigen als polare Formen bezeichnet werden. Die erste Andeutung dieses Formverhältnisses finden wir schon bei jenen einfachsten einzelligen Pflanzen dann, wenn die runde oder ovale Zelle mit dem einen Ende an einem fremden Gegenstand festgewachsen ist, wobei die Zelle, wenn die Vermehrung durch Bildung von Schwärmsporen geschieht, an dem entgegengesetzten Ende sich öffnet, um die Schwärmsporen zu entlassen, wie es bei manchen Chytridiaceen der Fall ist. Noch weiter geht die Differenzirung eines oberen und unteren Theiles des einzelligen Pflanzenkörpers, wenn die Zelle durch localisirtes Wachsthum am oberen und am unteren Ende in besonders geformte Fortsätze auswächst, wie es als einer der

einfachsten Fälle z. B. an der auf Schlamm am Rande von Gewässern wachsenden Alge Botrydium granulatum Fig. 228 zu sehen ist: die nur aus einer einzigen Zelle bestehende Pflanze ist an ihrem unteren Ende in fadenförmige, nicht grüne Fortsätze ausgewachsen, welche in das Substrat eindringen, am oberen Ende aber stellt sie eine an der Luft und am Lichte befindliche, mit Chlorophyll versehene grüne Blase dar. Beide Glieder geben sich auch als zweierlei physiologische Organe zu erkennen: der in das Substrat eingedrungene fadenförmige Theil dient theils zur Befestigung auf dem Standorte, theils zur Aufnahme von Nährstoffen aus dem Substrate, die über dem Boden stehende grüne Blase assimilirt unter dem Einflusse des Lichtes Kohlensäure und erzeugt daraus und aus den aus dem Substrate aufgenommenen Nährstoffen die organische Pflanzensubstanz; später übernimmt sie auch das Geschäft der Fortpflanzung, indem aus ihrem Inhalte zuletzt Schwärmsporen werden, welche die Blase verlassen und dann zu neuen Individuen aufkeimen. Wir können die beiden hier in morphologischer und physiologischer Beziehung charakterisirten Glieder des Pflanzenkörpers im allerallgemeinsten Sinne als Wurzel (Rhizom, radix) und Spross, Stamm, Stengel oder Axe (Caulom, caulis) unterscheiden: das Rhizom dient als Haftorgan im Substrat und zur Aufnahme der im Substrate enthaltenen Nahrung, das Caulom zur Bereitung der organischen Pflanzensubstanz und zur Erzeugung der Fortpflanzungsorgane. Mit dieser Differenzirung haben wir eigentlich schon die wesentlichen Charaktere aller höheren Pflanzenformen gewonnen; denn selbst die complicirteren Gestalten lassen sich leicht aus diesem Typus ableiten oder auf ihn zurückführen. Wir brauchen uns nur zu denken, dass der grüne blasenförmige oberirdische Theil sich ausgliedert, indem er an seiner Spitze weiter wachsend zu einem mehr cylindrischen stammartigen Gebilde sich verlängert, und durch Auftreten neuer Wachsthumspunkte an seinen Seiten zu seitlichen Gliedern auswächst. Die letzteren sind zunächst bloße Wiederholungen des Hauptstammes, von gleichem Wachsthum und gleicher Beschaffenheit wie dieser und daher als die Zweige desselben zu bezeichnen; weiterhin können nun diese Auszweigungen auch einen von dem Hauptstamme

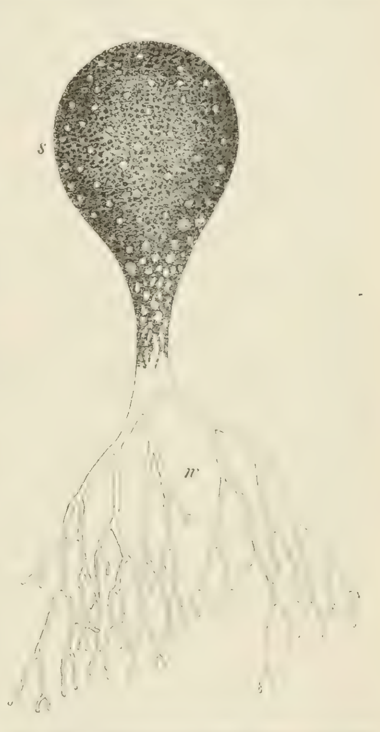


Fig. 228. Botrydium granulatum, eine Alge, etwa 30mal vergrößert, *w* Wurzel, *s* grüner Spross. Nach ROSTAFINSKI.

verschiedenen Charakter annehmen, doch wollen wir auch diese weiteren Differenzirungen zunächst noch unberührt lassen.

Wir sehen also, dass die polaren Pflanzenformen aus der einfachsten apolaren Form sich einfach durch die Art der Vertheilung localisirten Wachsthums am Pflanzenkörper ableiten. Es handelt sich hier um das den Pflanzen überhaupt eigenartige Wachsen, welches wir schon in der Physiologie als das Spitzenwachsthum I. S. 372 bezeichnet haben: es ist im Allgemeinen der am Ende der Wurzel und des Sprosses liegende Punkt oder der Scheitel derselben, welcher durch Wachsthum die Verlängerung des betreffenden Gliedes vermittelt. Indem das andere Ende desselben, oder die Basis unbeweglich bleibt, wird der freie bewegliche Scheitelpunkt der einfachen Zelle oder des vielzelligen Körpers durch das zwischen ihm und der Basis stattfindende, d. h. direct hinter dem Scheitel erfolgende Wachsthum vorwärts gestoßen, also fortbewegt. Auf diese Weise entfernen sich der wachsende Scheitel der Wurzel und derjenige des Stengels, weil ihr Wachsen in zwei entgegengesetzten Richtungen erfolgt, immer weiter von einander.

Es wurde schon vorhin erwähnt, dass bei der Auszweigung des Sprosses noch eine weitere Differenzirung von Gliedern eintreten kann. Dies hängt damit zusammen, dass diese Auszweigungen sich in verschiedene Functionen theilen, indem die einen als Assimilationsorgane, die anderen als Fortpflanzungsorgane sich ausbilden. Wir erhalten so die vollkommeneren Formen der höheren Algen und besonders der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen. Indessen auch hier sind im Grunde doch nur die beiden schon unterschiedenen Arten von Gliedern, Wurzel und Spross, vorhanden, nur dass der letztere durch Auszweigung an seinen Seiten noch einen Anhang von secundären Gliedern erhält. Wo diese Differenzirung ihren höchsten Grad erreicht, lassen sich jene secundären Glieder unter dem Namen Blatt (Phyllom, folium) unterscheiden, aber nicht eigentlich als eine dritte, der Wurzel und dem Spross coordinirte Grundform, sondern nur als ein Anhängsel des Sprosses, welches demselben in diesem Falle als integrirender Theil angehört. Denn ein Blatt ist ohne Spross undenkbar, es kann nur an einem solchen entstehen; von dem Sprosse selbst aber ist es unterschieden durch ein begrenztes Längenwachsthum und meist durch andere Umrisse, sehr oft auch durch anderen anatomischen Bau, je nach der Function, die es übernimmt, und meist auch durch kürzere Dauer, indem es nach einer gewissen Zeit wieder von der Axe abfällt. Sobald ein Spross verzweigt, zumal wenn er mit Blättern besetzt ist, ergiebt sich seine Abtheilung in eine Anzahl Internodien; so nennt man die zwischen den Zweigen und Blättern befindlichen Stücke desselben. Je nach der sehr schwankenden Länge derselben ist das Gesammtaussehen des Sprosses sehr verschieden, und man redet demgemäß von Sprossen mit verlängerten und von solchen mit verkürzten Internodien.

Durch die vorstehende Betrachtung haben wir phylogenetisch, d. h. so wie es bei der allmählichen Entstehung der Lebewelt auf unserer

Erde zugegangen sein mag, die höheren polaren Pflanzenformen aus den einfachsten apolaren Formen abgeleitet. In ganz ähnlicher Weise entwickelt sich aber auch ontogenetisch an dem einzelnen Individuum die polare Gestalt aus einem apolaren Anfange, nämlich aus einer einfachen Fortpflanzungszelle, welche wenigstens bei ihrem ersten Auftreten noch ein ebenfalls apolares Gebilde darstellt, wenngleich es meist schon sehr frühzeitig eine Differenzirung von Oben und Unten, eines Sprosspoles und eines Wurzelpoles, annimmt. Bei den Schwärmsporen vieler Algen stellt das schmälere und farblose, mit Cilien besetzte Ende, welches bei der Schwärmbewegung vorausgeht, den Wurzelpol dar, mit welchem die Schwärmspore später an einen festen Körper sich ansetzt und hier das wurzelartige Haftorgan entwickelt, während das andere dicke grüne Ende den Sprosspol bezeichnet, indem es sich zu einem Spross ausbildet. An den Eizellen der Archegoniaten und Phanerogamen giebt sich bei der Befruchtung oder bald nachher die Lage der beiden Pole, welche das Oben und Unten des Zeugungsproductes bedingen, zu erkennen.

Ob das apolare Gebilde, welches durch die entgegengesetzten Wachsthumserscheinungen in einen polaren Pflanzenkörper übergeht, einzellig ist und bleibt oder ob es einen cellulären Bau hat, ist hierbei unwesentlich; wir haben ja schon früher in der Zellenlehre (I., S. 8) und beim Wachsthum (I., S. 361) die Fächerung durch Zellwände, also das Cellulärwerden des Pflanzenkörpers als etwas Secundäres ansehen gelernt, welches mit den Wachsthumsrichtungen und Ausgliederungen eines Pflanzenkörpers nicht nothwendig verbunden zu sein braucht und wovon diese Gestaltungsprocesse unabhängig sind. Wir werden also auch die Begriffe Wurzel und Spross, beziehentlich Spross mit Blättern im weitesten morphologischen Sinne anwenden können, gleichgültig ob es sich um ein nicht cellulär gebautes Glied, wie z. B. bei den Siphoneen unter den Algen, oder um einen vielzelligen aus Geweben bestehenden Körper handelt, wie der ist, den man bei den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen gewöhnlich als Wurzel, Spross und Blatt bezeichnet.

Man hat in der Botanik lange Zeit die Begriffe für die morphologischen Grundformen gewonnen aus der Betrachtung der vollkommensten Pflanzen, der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen. Indem man so zur Definition von Wurzel, Spross und Blatt alle Merkmale, welche die genannten Glieder auf diesen Stufen des Gewächsreiches aufweisen, benutzte, konnte man freilich die Formen der einfacheren Pflanzen, besonders der Pilze und Algen nicht unter jene Begriffe bringen; Glieder mit allen den Merkmalen, wie sie eine Wurzel, ein Spross oder Blatt bei den Phanerogamen besitzt, sind hier nicht zu finden; höchstens kommen bei den vollkommeneren Algen Formen vor, die sich allenfalls mit Sprossen und Blättern bei höheren Pflanzen vergleichen lassen. Die Folge war, dass man übereinkam, Pflanzengebilde, an denen die Unterscheidung von Spross, Blatt und Wurzel im angedeuteten Sinne nicht mehr durchführbar ist, mit der morphologischen Bezeichnung Thallus oder Thallom zu belegen. Und so wurden denn auch jene niederen Pflanzen, für welche solches gilt, als Thalluspflanzen oder Thallophyten von den höheren Pflanzen, die man als Cormophyten bezeichnete, unterschieden, weil nur den letzteren Stamm und Blatt in jenem willkürlich von den höheren Pflanzen allein entlehnten Sinne zukommt. Thallus ist also nur ein negativer Begriff, und eigentlich auch überflüssig, weil er ja gleichbedeutend ist mit dem ganzen Pflanzenkörper sammt allen seinen

Gliedern. Als kurzes Wort mag es aber immerhin bei den niederen Kryptogamen manchmal vortheilhaft zu gebrauchen sein, freilich mit keinem weiteren begrifflichen Werth als dem hier angegebenen.

Mit dieser Betrachtungsweise hat aber die Morphologie offenbar einen widernatürlichen Weg eingeschlagen, weil sie, um ihre Begriffe zu bilden, ausgegangen ist von den höchsten Lebensformen, bei denen die Natur erst am Schlusse ihres Entwickelungsganges angelangt ist. Indem man also in die Definition von Wurzel und Spross allerhand Merkmale hineinnahm, welche erst bei höchster Vervollkommnung der pflanzlichen Gestalt sich ergeben haben, konnte dieselbe für die ganze Entwickelungsreihe der pflanzlichen Lebensformen unmöglich zutreffen. Es ist aber gerade wünschenswerth, in der Morphologie Bezeichnungen zu haben, die möglichst allgemein anwendbar sind. Wir werden viel brauchbarere Begriffe bezüglich der Naturkörper gewinnen, wenn wir den Weg von unten nach oben einschlagen, weil wir dabei sowohl die niederen als auch die höheren Zustände treffen. Die auf diese Weise gewonnenen oben erläuterten Begriffe Rhizom, Caulom, Phyllom sind also von weiterem Umfange als die ehemals gebräuchlichen Wurzel, Spross und Blatt, lassen sich aber dafür auch ausdehnen auf sämmtliche Pflanzen, auch auf die niedrigsten, bei denen eben erst die polare Form aus der apolaren hervorgeht. Dabei sind die Definitionen präcis genug, um die Pflanzenglieder darnach classificiren zu können. Bezeichnen wir als Rhizom dasjenige durch Längenwachsthum fadenförmig werdende Glied des Pflanzenkörpers, welches keine Phyllome trägt und in das Substrat eindringt, um daraus die Nahrung aufzunehmen, so fallen darunter sowohl die sogenannten Rhizoiden der Algen und Moose und die Myceliumfäden der Pilze als auch die cellular gebauten eigentlichen Wurzeln der höheren Pflanzen. Und definiren wir Caulom als das seiner Wachsthumsrichtung nach dem Rhizom entgegengesetzte, vorwiegend über das Substrat hervortretende, der Assimilation der Nährstoffe, sowie der Erzeugung der Fortpflanzungsorgane dienende, manchmal in Phyllome ausgehende Gebilde, so trifft das sowohl für die einfacheren wie für die vollkommneren chlorophyllhaltigen polaren Algenkörper, als auch für die mannigfaltigen Fruchtträger der Pilze, ferner für die verschiedenen Gebilde der Moose, aber auch für die eigentlichen Sprosse der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen zu. Legt man nun diese erweiterten Begriffe zu Grunde, so erscheint eine jede dieser Grundformen in den einzelnen Hauptgruppen des Pflanzenreiches in verschiedenem Grade der Vervollkommnung. So ist z. B. die Wurzel in dem früheren Sinne, d. h. ein aus verschiedenen Geweben bestehender, in ein Meristem und eine Wurzelhaube endigender Körper nur ein specieller, auf eine einzelne Pflanzengruppe beschränkter Fall derjenigen Grundform, die allen Abtheilungen des Pflanzenreiches eigen ist und die wir als Rhizom bezeichnet haben. Die Betrachtung dieser besonderen Modalitäten der Grundformen, die also nur für einzelne Gruppen des Pflanzenreiches charakteristisch sind und daselbst mehr oder weniger als Anpassungseinrichtungen der Fundamentalform sich erweisen, gehört nun aber in die specielle Morphologie, wo sie auch ihren Platz finden wird.

Wie wenig befriedigend die alten Begriffe Thallom einerseits und Wurzel etc. andererseits für die Morphologie sind, geht auch daraus hervor, dass dieselben gar nicht einmal die Unterscheidung der Thallophyten und der Cormophyten aushalten. Denn es kommen unter den Phanerogamen parasitisch lebende Pflanzen vor, bei denen von einer Wurzel und manchmal auch von einem Stengel im gewöhnlichen Sinne der Morphologie gar keine Rede ist, sondern wo an deren Stelle ein dem Mycelium der Pilze im Wesentlichen gleiches, d. h. nur aus vereinzelten Zellenfäden bestehendes Gebilde als Ernährungsorgan im Substrate, d. h. in den Geweben der Nährpflanze wächst, welches also mit demselben Rechte wie das der Pilze als Thallus zu bezeichnen wäre, wie es z. B. bei der parasitischen Rafflesiacee Pilostyles der Fall ist, die wir I., S. 557, Fig. 220 bildlich erläutert haben. Dieses Beispiel lehrt uns auf das Deutlichste, dass die Natur in derartig starre Begriffe, wie sie eine Zeit lang für die Glieder der Thallophyten und Cormophyten gewählt waren, sich nicht

zwängen lässt; wir müssen den morphologischen Grundformen eine weitere Fassung geben, entsprechend demjenigen Spielraum, den die Natur braucht, um den Gliedern die den Lebensverhältnissen angepassten Eigenschaften zu geben.

Wenn wir Rhizom und Caulom als die beiden einzigen begrifflich scharf unterschiedenen selbständigen Grundformen aller polaren Pflanzengestalten hinstellen, so kommt uns darin auch die Natur selbst entgegen, denn es kann eigentlich nur äußerst selten zweifelhaft sein, ob ein Pflanzentheil zum Rhizom oder Caulom gehört. Denn die Fälle sind schon ausgeschlossen, wo ein echtes Caulom physiologisch die Rolle einer Wurzel übernimmt. So ist die Orchidee Corallorhiza innata eine der wenigen Phanerogamen, die nur ein Caulom, und kein Rhizom im morphologischen Sinne besitzen. Physiologisch wird hier die Wurzel vertreten durch ein im Substrate wachsendes Sprosssystem, welches durch die Bildung rudimentärer Phyllome und durch das Fehlen einer Wurzelhaube sich hier auf das deutlichste als ein Caulom charakterisirt, aber wegen des Besitzes von Wurzelhaaren und hinsichtlich seiner Function die Rolle der Wurzel spielt. Bei Psilotum sind die scheinbaren Wurzeln auch nur unterirdische Sprosse, welche ebenfalls Spuren von Blattbildung, aber keine Wurzelhaube haben, wohl aber in Bau und Function den echten Wurzeln gleichen. Fälle einer wirklichen Umwandlung eines Cauloms in ein Rhizom und umgekehrt giebt es aber doch. Selbstverständlich sind sie am ersten zu erwarten auf jenen niedrigen Stufen des Pflanzenreiches, wo überhaupt die Differenzirung von Caulom und Rhizom noch keine sehr scharfe geworden ist. So bildet z. B. das Protonema der Laubmoose außer den am Lichte wachsenden grünen Fäden auch chlorophylllose, mit schiefen Scheidewänden versehene, die in das Substrat eindringen, sogenannte Rhizoiden, also diejenigen Organe, die bei den Moosen morphologisch wie physiologisch den Charakter von Wurzeln haben. Kommen sie ans Licht, so wächst ihre Scheitelzelle sehr leicht als grüner Protonemafaden weiter, indem sie Chlorophyll bildet und durch rechtwinklig zur Fadenaxe stehende Scheidewände sich theilt (Fig. 269, S. 45), und ebenso leicht kann der Faden wieder in ein Rhizoid sich umwandeln. Aber auch unter den höheren Pflanzen kommen noch einige wenige Fälle vor, wo in Folge veränderter äußerer Verhältnisse eine wirkliche Umbildung eines Cauloms in ein Rhizom und umgekehrt eintritt. Bei den Selaginellen giebt es blattlose Caulome, welche abwärts wachsen und an ihrer Spitze endogen einige Wurzeln anlegen, die sich aber erst dann entwickeln, wenn sie den Boden berühren. Umgekehrt ist von der Orchidee Neottia nidus avis bekannt, dass ältere Seitenwurzeln ihre Wurzelhaube abstoßen und unter dem Scheitel Blätter bilden, also den Charakter eines Cauloms annehmen. Nach GÖBEL soll Gleiches auch bei Anthurium longifolium, nach VAN TIEGHEM bei Ophioglossum vorkommen.

Zur richtigen Beurtheilung des Verhältnisses des Blattes zur Axe sei hier noch Folgendes hinzugefügt. Schon der Umstand, dass das Phyllom niemals an einer Wurzel, sondern immer nur an einem Caulom sich befindet, zeigt an, dass es in einer innigen Beziehung zu dem letzteren steht, dass es nicht ohne dasselbe gedacht werden kann, dass es als ein Theil, als ein secundärer Anhang des Cauloms betrachtet werden muss. Die richtige Vorstellung wird sein, dass wir das Caulom als das Primäre uns denken, wie es ja auch bei den niederen polaren Algen zunächst als ein einfaches, noch nicht in Phyllome differenzirtes Gebilde auftritt. Ganz allmählich aber haben sich aus der Axe seitliche Glieder herausgearbeitet, die ihr nun zu einer vollkommneren Ausstattung dienen, indem sie eine andere besonders für die Assimilation noch zweckmäßigere Gestalt und Bildung annehmen und dadurch das Caulom desto besser in seiner Function unterstützen oder ihm wohl schließlich den größten Theil seiner Arbeit als Assimilationsorgan und Erzeuger der Fortpflanzungszellen abnehmen, so dass dann das Caulom nur mehr als der Träger dieser zu höchster Ausbildung und Function gelangten Phyllome erscheint. Das letztere Verhältniss zeigt uns z. B. der verhältnissmäßig dünne, aber mit großen grünen Laubblättern besetzte Stamm, wie er so gewöhnlich bei den höheren Pflanzen angetroffen wird. Und doch können wir solche Blattgebilde als nichts anderes als weitere Ausgestaltungen, als Propulsionen des Cauloms

ansehen, die das letztere jederzeit bereit ist, wieder gleichsam in sich einzuziehen und dann wieder als ein einfaches nicht bis zur Phyllombildung differenzirtes Caulom zu erscheinen. Wir meinen hier weniger diejenigen Fälle, wo bei Phanerogamen die Stengel allein die Träger des Assimilationsgewebes und die grünen Organe darstellen, ihre Blätter als unscheinbare Rudimente unentwickelt bleiben, wie z. B. bei Equisetum, Asparagus, Ruscus aculeatus, bei den Cacteen etc. Nein, es giebt Moose, Gefäßkryptogamen und selbst Phanerogamen, wo Caulom und Phyllom überhaupt nicht differenzirt sind, sondern einen einfachen, nach Art eines Cauloms fortwachsenden, aber mit Assimilationsgewebe versehenen Körper darstellen. Die blattähnlichen Gebilde, welche man bei den Lebermoosen als das Laub (frons) bezeichnet, und der im Wesentlichen ebenso beschaffene Laubkörper der Wasserlinsen (Lemnaceen) unter den Phanerogamen sind hierfür Beispiele; auch an die Sprosse von Thuja, Biota,

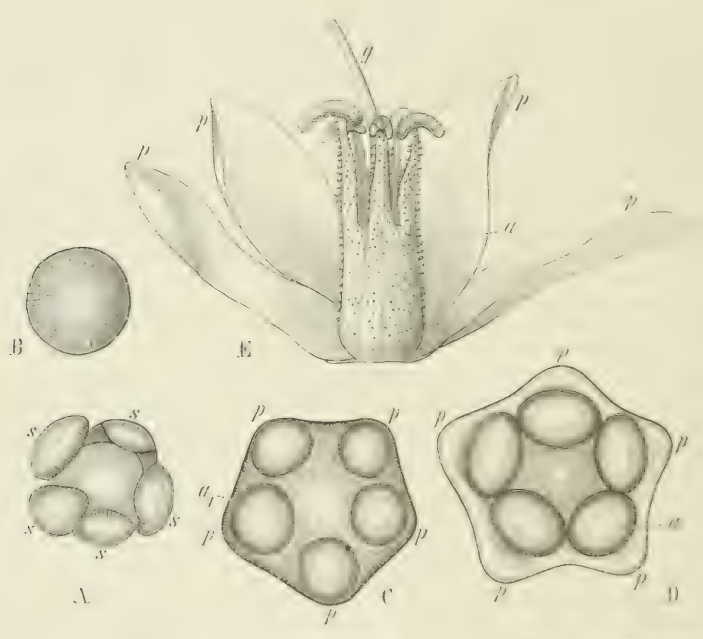


Fig. 229. Blüthenentwickelung von Lysimachia vulgaris. *A* Junger Zustand. *B* der runde Scheitel der Blüthenaxe von *A* nach Entfernung der Kelchblattanlagen *s*. *C* und *D* spätere Zustände. *E* fertige aufgeschnittene Blumenkrone und Staubgefäße. Weitere Erklärung im Texte.

Phyllocladus und verwandten Coniferen, sowie manchen Lycopodiaceen, wo die Differenzirung von Spross und Blättern wenigstens eine sehr schwache ist, kann hier gedacht werden, sowie auch an die schönen, allerdings gewöhnlich für Blätter geltenden blattähnlichen Gebilde der Farne, die man aber auch für Sprosse ansehen kann, an denen eine scharfe Differenzirung von Caulom und Phyllom nicht eingetreten ist. Besonders aber sind es die Blüthen der Phanerogamen, wo die Natur einen Unterschied von Caulom und Phyllom oder wenigstens eine Grenze zwischen beiden oft gar nicht kennt, und wo daher die Morphologie von jeher die größten Schwierigkeiten fand. Indem man nämlich von der falschen Voraussetzung ausging, dass Caulom und Phyllom zwei ein für allemal verschiedene Dinge in der Natur seien, so suchte man auch hier ängstlich nach einer Abgrenzung zwischen beiden, und da es hier in Wirklichkeit eine solche nicht giebt, so verfiel man nothwendig auf die künstlichsten und den wahren Entwickelungsvorgängen sogar

widerstreitenden Deutungen. Einige Beispiele, die als Vertreter der wichtigsten hier in Frage kommenden Verhältnisse dienen können, mögen das Gesagte klar machen. Zuerst betrachten wir einen Blüthenbau, der noch am wenigsten Schwierigkeit nach dieser Richtung machen würde, den von Lysimachia vulgaris in Fig. 229, S. 10, wo *E* die von der Seite aufgeschnittene Blumenkrone der fertigen Blüthe darstellt. Wir sehen, dass die Blumenblätter *p* am Grunde in eine ungetheilte trichterförmige Partie übergehen, und dass auch die fünf Staubblätter *a* in ihrer unteren Hälfte ein röhrenförmiges Ganze bilden. Nach der alten Ausdrucksweise spricht man hier von „verwachsenen" Blättern. Nun zeigt aber die Entwickelungsgeschichte, dass von einer realen Verwachsung ursprünglich getrennter Theile hier keine Rede ist, sondern dass der Theil, der im fertigen Zustande ein Ganzes bildet, auch schon bei seiner Entstehung als ein Ganzes erscheint. Wir sehen in einem sehr frühen Entwickelungsstadium in *A* und *B* oberhalb der Kelchblätter den noch ganz blattlosen kuppelförmig runden Scheitel der Blüthenaxe; etwas später, in *C*, hat er unter allgemeinem Wachsthum zugleich die Anlagen der fünf Blumenblätter in *p* und der fünf darüber stehenden Staubblätter *a* gebildet; diese erscheinen jetzt nur erst als je fünf Höcker, die auf einer und derselben Ringzone des Axenscheitels stehen, aber völlig von einander gesondert sind. Wie sich dann der zusammenhängende basale Theil bildet, zeigt hinsichtlich der Blumenblätter auf das Deutlichste *D*: wir sehen, dass jetzt in der ganzen gemeinschaftlichen Insertionszone der Höcker *p* ein Wachsthum des Axenscheitels sich zeigt, was vordem nur in den getrennten Höckern *p* bemerklich war; diese ringförmige Insertionszone wächst also jetzt röhren- oder trichterförmig empor und hebt die Blattanlagen *p* zusammen in die Höhe. Ganz das Gleiche findet dann auch bei der Bildung der Staubblattröhre statt. Hier ist also nichts nachträglich verwachsen, sondern was ganz ist, ist gleich als Ganzes entstanden. Als was ist nun aber morphologisch dieser röhrenförmige Basaltheil der Blumenkrone und des Staubblattkreises zu betrachten, gehört er zur Axe oder zu den Blättern? Nach der üblichen Auffassungsweise der Blüthenmorphologie sieht man ihn als einen Theil der Blätter an; die Blätter eines und desselben Kreises sind in einer mehr oder weniger langen Strecke von ihrer Basis an „congenital entstanden" oder „consociirt", wie man dies ausdrückt, und man nennt dementsprechend das Ganze ein „Symphyllodium". Entwickelungsgeschichtlich ist aber eine andere Auffassung ebenso berechtigt, man kann das röhrenförmige Gebilde für einen Theil der Axe halten. Es besteht aus eben demselben embryonalen Gewebe wie die eigentliche Axenkuppe und wie die Höcker der Blattanlage; durch irgend eine Gewebedifferenz lässt sich zwischen Axe und Blatt bei diesen Bildungen nicht unterscheiden. Und dass Axen eine flache, selbst becher- oder röhrenförmige Gestalt bekommen können, ist unbestritten und durch viele Beispiele bewiesen. Allerdings nimmt der röhrenförmige Theil der Blumenkrone und des Staubblattkreises im fertigen Zustande dieselbe Structur wie die freien Theile dieser Blätter an, und das hat besonders mit zu der ersteren Deutung Veranlassung gegeben. Allein im Grunde kann doch die Gewebebildung eines fertigen Pflanzentheiles über seine morphologische Natur nichts entscheiden, wie aus dem früher Gesagten genügend klar geworden sein wird. — Während nun in diesem Beispiele es nur Blätter eines und desselben Blattquirles sind, welche anscheinend durch congenitale Verbindung ein Symphyllodium bilden, so kommen nun bei den Blüthen auch sehr viel Fälle vor, wo das Gleiche zwischen zwei oder mehreren an der Axe über einander stehenden Blattquirlen erfolgt, wie in unserer Fig. 230, S. 12 an der Composite Bellis perennis dargestellt ist. In *A* sieht man, dass die Blüthenaxe anfangs ein runder Höcker ist, der zunächst an seinem Scheitel eine becherförmig vertiefte Gestalt annimmt. Der so entstandene Ringwall ist anfangs gleichförmig. Dann erst erscheinen, wie *B* und *C* zeigen, auf seinem Rande die Höcker, welche den fünf Blumenkronblättern *p* entsprechen, sowie auf der Innenböschung die zu den Staubblättern werdenden Höcker *a*, und ein wenig später zwei Höcker *c*, die zu den zwei Fruchtblättern werden, aus deren Verschmelzung später der Griffel *s* in *F* hervorgeht. Das gemeinschaftliche röhrenförmige Stück, auf welchem die Blattanlagen *p*,

a und *c* sitzen, verlängert sich nun durch intercalares Wachsthum so, dass derjenige Zustand sich ergiebt, der in *F* im Längsschnitt der nahezu erwachsenen Blüthe dargestellt ist. Die Blumenkrone und die Staubblätter bilden am Grunde in der Strecke von *a* bis *c* eine gemeinschaftliche Röhre; es macht den Eindruck, als seien die Staubblätter an die Röhre der Blumenkrone angewachsen. Der zwischen der Insertion der Fruchtblätter *c* und dem ursprünglichen Axengipfel *o* liegende Theil hat sich ebenfalls röhrenförmig verlängert und stellt nun den unterständigen Fruchtknoten dar, so genannt, weil er unterhalb der Ursprungsstelle von Blumenkrone und Staubblättern sich befindet. Will man nun hier auf Grund einer Abgrenzung zwischen Axe und Blatt eine Deutung construiren, so kann dies gleichberechtigt wiederum auf die beiden eben besprochenen Arten geschehen. Entweder stellt der zuerst auftretende Ringwall den Anfang der Blattbildung dar; die fünf Blumenblätter würden dann schon bei ihrem ersten Auftreten unter sich congenital sein, denn die fünf Höcker auf dem Wallrande markiren sich erst etwas später. Aber die congenitale Entstehung erstreckt sich hier sogar über drei auf einander folgende Blattquirle, denn die als Höcker sichtbar werdenden Anlagen der Staubblätter und der Fruchtblätter kommen auch aus dem gemeinsamen Ringwall. Folglich haben wir es mit einem Symphyllodium zu thun, welches mehreren auf einander folgenden Blattquirlen angehört; in *F* in der Strecke vom Axengipfel *o* bis zu *c*, welche den unterständigen Fruchtknoten bildet, würden es drei Blattquirle sein, von *c* bis *a* zwei (Staubblätter und Blumenblätter), oberhalb *a* nur einer (die Blumenblätter *p*), welche das Symphyllodium zusammensetzen. Oder aber der ursprüngliche Ringwall ist ein Theil der Axe; dann ist natürlich sowohl das Stück zwischen *o* und *c*, also der unterständige Fruchtknoten, als auch das zwischen *c* und *a* liegende Röhrenstück, welches der Blumenkrone und den Staubblättern gemeinsam angehört, ein Axengebilde. Am häufigsten ist sogar die Deutung beliebt, dass man nur den unterständigen Fruchtknoten als Axe, das zwischen *c* und *a* liegende Röhrenstück aber als Symphyllodium ansieht. Es wird dies zur Genüge zeigen, wie willkürlich hier jede Deutung ist, bei der man Axe und Blatt von einander abzugrenzen sich bemüht. Es ist ganz in der Ordnung, dass die Blüthenmorphologie die wichtigen hier berührten

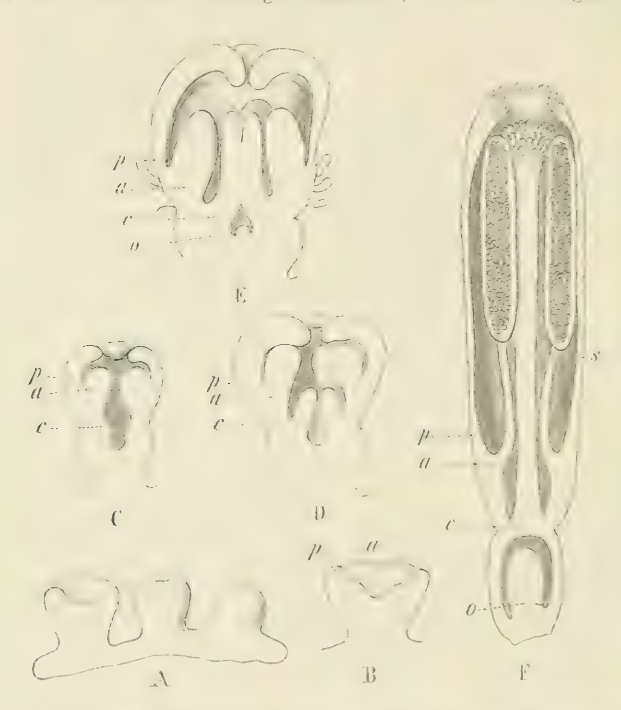


Fig. 230. Blüthenentwickelung von Bellis perennis. *A* drei jüngste Entwickelungsstadien der Blüthenaxe. *B* bis *E* auf einander folgende spätere Stadien, *F* fertige Blüthe, alles im Längsschnitt; *o* Scheitel der Blüthenaxe mit der darauf stehenden Samenknospe in der Höhlung des Fruchtknotens; *s* Griffel; bei *a* entspringen die Staubgefäße; *p* Blumenkrone. Nähere Erklärung im Texte.

Gestaltungsverhältnisse durch bestimmte übliche Termini, wie unterständiger Fruchtknoten, chorophyll, gamophyll oder consociirt u. dergl. bezeichnet, und dass sie auch entwickelungsgeschichtlich verfolgt, wie die Gestaltungen der Blüthen in realer Weise aus dem embryonalen Blüthensprosse sich heraus modelliren, aber man soll endlich aufhören, sich darüber zu streiten, was in den Blüthen Axe und Blatt zu nennen sei. Diese Betrachtung giebt uns aber eine Bestätigung des oben hervorgehobenen Satzes, dass das Phyllom kein dem Caulom coordinirter morphologischer Begriff, dass es auch nichts morphologisch Selbständiges, sondern nur eine weitere Ausgestaltung des Cauloms ist, die sich zwar mitunter, aber nicht immer scharf von demselben absondert.

Noch mehr als die Blätter sind die Haare oder Trichome bloße Anhangsgebilde der Pflanzenglieder. Sie werden richtiger als ein anatomisches Element, nämlich als Bestandtheil der Epidermis aufgefasst. Denn die Wurzelhaare, Wollhaare, Stachel- und Drüsenhaare etc., die wir schon in der Anatomie betrachtet haben (I., S. 135 u. 153), sind eben nur Ausgliederungen der Hautgewebe, die bald an Wurzeln, bald an Sprossen, bald an Blättern vorkommen; darum sind sie auch im Verhältniss zu diesen Theilen in ihrer Massenentwickelung verschwindend gering; sie unterstützen dieselben nur in den verschiedenartigen Functionen, weshalb sie auch vollständig fehlen können. Gelegentlich gewinnen sie freilich eine gewisse morphologische Bedeutung, namentlich wenn sie die Form stärkerer Gebilde, wie die der unten zu erwähnenden Emergenzen, annehmen. Auch die Sporangien der Farne sind keine morphologisch selbständigen Glieder, sondern Bestandtheile des Blattes, auf dessen Oberfläche sie sitzen; sie entstehen aus Epidermiszellen desselben, also in gleicher Weise wie die Haare, und man hat nicht Unrecht, wenn man sie als modificirte Haare betrachtet. Dass aber die Trichome nicht den Rang morphologischer, dem Rhizom, Caulom und Phyllom coordinirter Elemente beanspruchen können, geht klar daraus hervor, dass sie keine selbständige Existenz besitzen, sie sind nur als Theile einer jener drei Grundformen denkbar, und besitzen auch nicht wie diese die Fähigkeit zur Verjüngung des Pflanzenkörpers. Von Rhizomen, Caulomen und Phyllomen können, wie wir unten sehen werden, durch Sprossung wieder Caulome, also neue Individuen erzeugt werden, von Trichomen niemals.

Wie die Metamorphose in der botanischen Morphologie, insbesondere die Metamorphose des Blattes zu verstehen ist, wurde oben aus einander gesetzt. Die Entwickelung der Metamorphosenlehre und die naturphilosophischen Verirrungen, in die sie besonders Goethe geführt hat, gehören eigentlich der Geschichte der Botanik an. Es sei hier nur hervorgehoben, dass unabhängig von Goethe schon C. F. Wolff den Gedanken der Metamorphose aussprach. Aber Beide kamen auf ganz verschiedenen Wegen dahin, der Dichter bloß durch die Betrachtung der fertigen Pflanze, der Andere durch wirklich empirische Erforschung der Entwickelungsgeschichte. Denn Wolff erkannte bereits den Vegetationspunkt des Stammes und die an demselben entstehenden, anfangs wesentlich gleichen Anlagen der Blätter, die dann erst zu diesen oder jenen Formen sich entwickeln. Die verschiedenen Blätter, die am Stengel auf einander folgen, sind hiernach nur modificirte Blätter, wobei Blatt einen vom Verstande construirten verallgemeinerten Begriff bedeutet; es ist also unter Metamorphose keine reale Umwandlung einer bestimmten Blattform in eine bestimmte andere verstanden, die Metamorphose ist also eine bloße Idee. Unklarer waren Goethe's Anschauungen hierüber; denn wiewohl sich Aeußerungen bei ihm finden, welche zeigen, dass auch er nur eine solche ideelle Metamorphose gemeint haben kann, so lassen andere Bemerkungen Goethe's keinen Zweifel, dass er doch auch wieder an eine reale Verwandlung, z. B. der Laubblätter in Kelch-, Blumenblätter etc. dachte, und gerade nach dieser Richtung hin wurde die Metamorphosenlehre besonders durch die Naturphilosophen entstellt. Seitdem die empirische entwickelungsgeschichtliche Forschung in der Morphologie herrschend wurde, also besonders seit Schleiden, Mohl, Nägeli, Unger, A. Braun u. A., ist die Metamorphosenlehre vorwiegend in dem von Wolff angebahnten Sinne verstanden worden. Je klarer die neuere Morphologie über die Entwickelungsvorgänge sich geworden ist, um so

befremdlicher muss es erscheinen, dass der bedeutendste gegenwärtige Morphologe Göbel jetzt wieder ausdrücklich von einer realen Metamorphose des Blattes redet, indem er auf das Bestimmteste die Sporophylle, die Niederblätter, Hochblätter, Staubblätter, Fruchtblätter etc. als „reale Umwandlungen von Laubblättern“ erklärt, womit der alten Unklarheit des unseligen Wortes Metamorphose leicht wieder Thür und Thor geöffnet wird. Wenn die Anlage eines Blattes oder Blatttheiles, die sich sonst zu einem Laubblatt entwickelt, durch äußere Bedingungen veranlasst werden kann, sich in Form eines Niederblattes oder eines Sporophylles auszubilden, so geht doch daraus nur hervor, dass eine Blatt*anlage* sowohl zu dem einen, wie zu dem andern Organ *werden* kann, aber dies ist doch keine reale Verwandlung des einen Organs in ein anderes, denn es sind immer indifferente, aus embryonalem Gewebe bestehende Anlagen, die entweder zu einem Laubblatt oder zu einem Niederblatt oder zu einem sporenbildenden Blatte etc. werden, aber wenn sie einmal eines davon geworden sind, niemals mehr etwas anderes werden können. — Man hat von einer Metamorphose auch im phylogenetischen Sinne gesprochen. Denkt man sich eine Pflanzenspecies von einer anderen abgestammt, so wird uns das an der analogen Stelle stehende Blatt der neuen Species in der Regel als ein verändertes erscheinen. Aber es ist klar, dass auch in diesem Sinne Metamorphose nur bildlich, nicht real zu verstehen ist.

Bezüglich der von mir gebrauchten Namen Rhizom, Caulom und Phyllom für die drei morphologischen Grundformen ist zu bemerken, dass der erstere allerdings bisher in der Botanik eine ganz andere Bedeutung hatte; denn es ist hergebracht, mit diesem Worte den unterirdischen perennirenden Theil des Sprosssystemes der Stauden zu bezeichnen. Nun ist aber unzweifelhaft für dieses Organ jener Ausdruck, desgleichen das ebenfalls dafür gebrauchte Wort Wurzelstock sehr unpassend gewählt, denn es handelt sich dabei eben gar nicht um ein Wurzel- sondern um ein Sprossgebilde. Indessen hat Drude, um diesen Conflict zu vermeiden und doch dem Ausdrucke Rhizom seine herkömmliche Bedeutung zu lassen, das Wort Rhizicom vorgeschlagen, welches freilich etymologisch nicht analog den anderen Bezeichnungen gebildet ist und gewiss leicht Verwechselungen mit dem daneben noch in dem alten Sinne gebrauchten Worte Rhizom veranlassen würde. Aber bei einer veralteten, unpassenden Wortanwendung ist Schonung nicht am Platze, und nachdem man allgemein die Ausdrücke Caulom und Phyllom acceptirt hat, ist es eine einfache logische und etymologische Consequenz, das Wort Rhizom in dem hier von mir gebrauchten Sinne für die wurzelartige Grundform einzuführen. Für die alte Bedeutung von Rhizom lässt sich leicht, wie wir unten sehen werden, eine andere bessere Bezeichnung finden. Wenn man sich zu dieser Neuerung entschließt, so hat man eine einfache, klare, in Wort und Sinn harmonische Terminologie für die drei allgemeinen Fundamentalformen in der Morphologie gefunden, was wohl auch Demjenigen, welcher der Aenderung eines einmal eingeführten Gebrauches in der Wissenschaft abhold ist, als ein dauernder Gewinn erscheinen wird.

Literatur. C. F. Wolff, Theoria generationis. Editio nova. Halle 1774. — Goethe, Zur Morphologie. Cotta'sche Gesammtausgabe. 1869. 36. Bd. — Wigand, Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanzen. Leipzig 1846. — Schleiden, Grundzüge der Botanik. Leipzig 1842. II. — Unger, Bau und Wachsthum des Dicotylenstammes. Petersburg 1840. — A. Braun, Verjüngung. Leipzig 1851. — Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiol. d. Gewächse. Berlin 1859. I. pag. 3. — Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig 1867. pag. 599. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. § 1, 2. — Hanstein, Botanische Abhandlungen. Bonn 1870. I. pag. 85. — Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen. Bonn 1882. — Drude, Morphologie der Phanerogamen in Schenk's Handbuch der Botanik. I. Breslau 1879. pag. 578 ff. — Göbel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Daselbst. I. Breslau 1883. pag. 99. ff.

§ 109. Wachsthumsrichtungen. An jedem Gliede eines Pflanzenkörpers unterscheidet man zwei einander entgegengesetzte Enden: dasjenige, womit das Glied an seinem Mutterorgane entspringt und an diesem befestigt ist oder, wenn es sich um den ganzen Pflanzenkörper handelt, an seiner Unterlage festsitzt, heißt die Basis, das andere, freie und bewegliche, ist der Scheitel. Eine Linie, welche im Inneren des Pflanzentheiles von der Basis zum Scheitel gehend gedacht wird, giebt die Längsrichtung oder die Richtung des Längenwachsthums an. Jede durch den Pflanzentheil gelegte Ebene, welche diese Linie aufnimmt oder ihr parallel ist, ist ein Längsschnitt und jede darauf rechtwinklig stehende ein Querschnitt. Die Querschnitte lassen immer einen Punkt auffinden, der betreffs der anatomischen Structur und des äußeren Umrisses als ein organischer Mittelpunkt sich erweist. Denkt man sich alle diese Mittelpunkte durch eine Linie verbunden, so stellt diese die eigentliche Längsaxe des Pflanzentheiles dar, und der durch diese gehende Längsschnitt heißt der axile Längsschnitt. Im Allgemeinen ist die Längsrichtung und die Längsaxe eine gerade Linie; sie kann aber auch eine gekrümmte sein, wie bei manchen Stengelspitzen, welche eingekrümmt oder eingerollt sind; oder sie kann, wenn sie anfangs gerade war, erst später sich krümmen oder umgekehrt.

Auch an Pflanzenformen, welche Basis und Scheitel nicht unterscheiden lassen, also an den oben erwähnten apolaren Formen, kann eine Richtung des Längenwachsthums vorhanden sein, wie bei den stäbchenförmigen Arten der Spaltpilze und bei den fadenförmigen Colonien mancher Algen, z. B. gewisser Desmidieen, von Spirogyra etc., sowie mancher Diatomaceen. Es findet dabei freilich kein sogenanntes Spitzenwachsthum an einem Scheitel statt, weil letzterer nicht vorhanden ist, sondern jede einzelne Zelle eines solchen Fadens wächst in der nämlichen Richtung und theilt sich hinterher in ihrer Mitte rechtwinklig zur Wachsthumsrichtung, wodurch der Faden in allen seinen einzelnen Zellen sich verlängert.

Dagegen ist bei allen polaren Formen, wo also Basis und Scheitel vorhanden sind, das Längenwachsthum an bestimmten Punkten localisirt, indem es entweder am Scheitel — sogenanntes Spitzenwachsthum oder acropetales Wachsthum — oder an der Basis, beziehentlich an gewissen Punkten zwischen Basis und Scheitel erfolgt — basales, beziehentlich intercalares Wachsthum — wie wir es bereits in der Physiologie (I., S. 372—374) näher erläutert haben.

Vielfach ist die Längsrichtung auch die größte Dimension des betreffenden Pflanzentheiles, indem das Längenwachsthum das ausgiebigste oder ein unbegrenztes ist, wie bei vielen Stengel- und Wurzelgebilden. Aber in manchen Fällen ist das Wachsthum in der Längsrichtung demjenigen in den Querrichtungen nicht überlegen oder sogar schwächer; die Längsrichtung ist dann nicht die größte Dimension, aber sie ist dann mit Hülfe von Basis und Scheitel leicht zu bestimmen, wie z. B. bei den dicken Formen mancher Cacteen, bei Knollen, bei dem sogenannten

Zwiebelkuchen, bei manchen Früchten etc. Die relativen Dimensionen können also über die morphologische Längsrichtung und Längsaxe eines Pflanzentheiles nichts entscheiden.

Die allermeisten Pflanzenglieder sind symmetrisch, d. h. man kann sie durch einen axilen Längsschnitt in zwei gleichartige Hälften zerlegen, die sich so verhalten, dass die eine das Spiegelbild der anderen ist. Nur wenige Pflanzentheile giebt es, welche sich gar nicht symmetrisch theilen lassen und daher asymmetrisch genannt werden, wie z. B. das Blatt von Begonia (Fig. 231), Ulmus, viele Blätter von Morus (Fig. 232) und verwandten Gattungen.

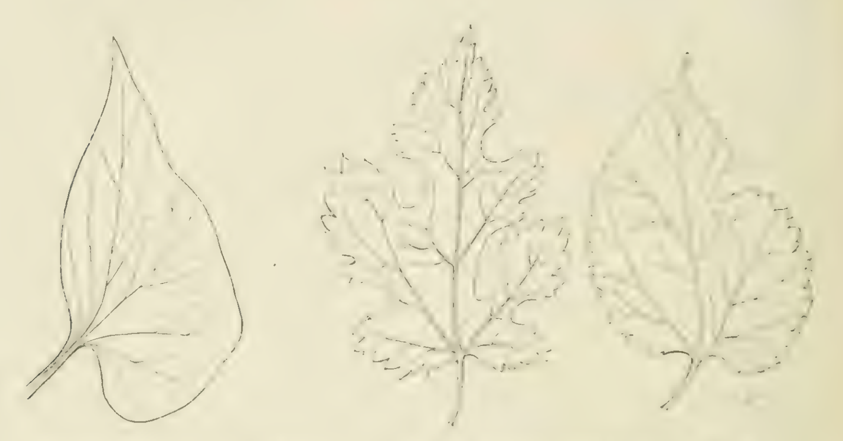


Fig. 231. Asymmetrisches Blatt von Begonia. Fig. 232. Asymmetrische Blätter von Morus.

Bei den symmetrischen Formen sind aber noch zwei wesentlich verschiedene Gestaltungsverhältnisse zu unterscheiden. Die einen sind dadurch charakterisirt, dass man sie durch mehr als einen axilen Längsschnitt symmetrisch theilen kann. Um dieses zu beurtheilen, muss man sowohl den inneren Bau des Pflanzentheiles, wie er sich auf dem Querschnitt zu erkennen giebt, als auch den äußeren Umriss desselben in Betracht ziehen. Schon der anatomische Bau des Querschnittes allein zeigt bei sehr vielen Pflanzentheilen um den organischen Mittelpunkt nach allen Seiten ringsum eine so gleiche Structur, dass sich meist viele in beliebiger Richtung geführte Längsschnitte denken lassen, die den Körper symmetrisch theilen; die Betrachtung vieler unserer Querschnittsbilder in der Anatomie wird dies bestätigen. Aber auch der äußere Umriss des Körpers trägt dann meist denselben Charakter zur Schau; es kommen hier vorzugsweise die seitlichen Glieder in Betracht, mit denen der Pflanzenkörper ausgestattet ist. Haben wir z. B. einen mit Seitensprossen oder mit Blättern besetzten Hauptspross und betrachten ihn im Querschnitte oder in seinem Grundriss, so finden wir, dass seine Aussprossungen nach 2, 3, 4, 5 und mehr radialen Richtungen hin ausstrahlen, wobei dieselben in gleichen Abständen von einander stehen, also den Umfang

des Hauptsprosses in ebensoviel gleiche Theile theilen. Ein solcher Pflanzenkörper lässt sich also nach 2. 3. 4. 5 oder selbst nach vielen Richtungen symmetrisch theilen (Fig. 233. A und C). Man hat für solche Pflanzentheile die Bezeichnung polysymmetrisch oder radiär, auch actinomorph eingeführt. Es ist freilich streng genommen eine Polysymmetrie nur an solchen Sprossen denkbar, an denen die Seitenglieder zu je 2. 3 etc. auf gleicher Höhe beisammenstehen; denn wo sie in Richtung einer Spirale aufeinander folgend 2. 3 etc. Reihen bilden, ergeben sich keine ganz streng symmetrischen Hälften; trotzdem ist es

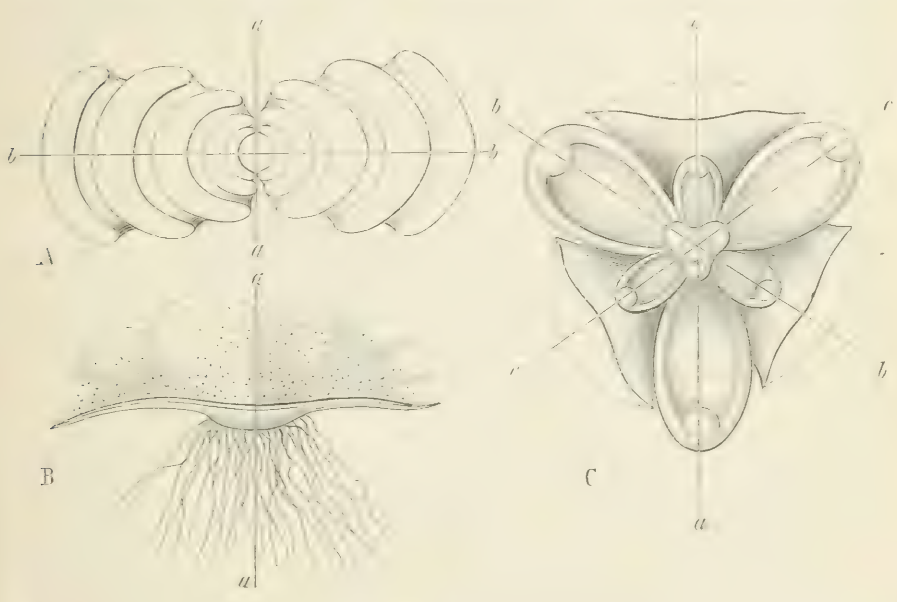


Fig. 233. Schema polysymmetrischer oder radiärer und monosymmetrischer Formen. *A* Radiärer Pflanzenkörper, Durchschnitt eines mit zwei Reihen von Blättern besetzten Sprosses, der sich nach zwei Richtungen (*aa* und *bb*) symmetrisch theilen lässt. *C* Radiärer Pflanzenkörper, von oben gesehener Gipfel eines mit dreigliedrigen Blattquirlen, also mit drei gleichweit abstehenden Reihen von Blättern besetzten Stengels von Lysimachia vulgaris, der sich also nach drei Richtungen (*aa*, *bb*, *cc*), symmetrisch theilen lässt. *B* Monosymmetrischer Pflanzenkörper, Endstück eines dorsiventralen Thallus von Marchantia, der also nur in einer einzigen Richtung (*aa*) symmetrisch theilbar ist.

zweckmäßig, auch diesen Fall mit zu dem radiären Typus zu rechnen, dem er sich ja auch völlig anschließt, sobald man einen solchen Spross in seinem Grundriss, im sogenannten Diagramm (s. unten) betrachtet.

Davon verschieden sind nun diejenigen Pflanzenkörper, welche sich nur durch einen einzigen axilen Längsschnitt symmetrisch theilen lassen, sich also so verhalten wie der menschliche Körper, der auch nur in einer einzigen Richtung in eine symmetrische rechte und linke Hälfte getheilt werden kann. Wir nennen sie einfach symmetrisch, monosymmetrisch oder auch zygomorph; der letztere Ausdruck ist besonders für Blüthen dieser Art gebräuchlich.

Man ist übereingekommen, denjenigen axilen Längsschnitt, durch welchen ein Pflanzentheil symmetrisch getheilt wird, den Hauptschnitt zu nennen. Polysymmetrische Glieder haben also mehrere Hauptschnitte, monosymmetrische einen einzigen.

Es folgt ohne Weiteres aus dem Begriffe der Monosymmetrie, dass bei derartigen Körpern ein Gegensatz zweier Seiten besteht: man kann durch einen zum Hauptschnitt rechtwinklig geführten Längsschnitt den Körper in zwei verschiedene Hälften zerlegen, die, um wieder von dem Beispiele des menschlichen Körpers auszugehen, als Vorder- und Hinterseite gelten, bei den betreffenden Pflanzentheilen aber je nach den Umständen als Ober- und Unterseite, Licht- und Schattenseite, oder Außen- und Innenseite zu unterscheiden sind. Hauptsächlich sind es innere Structurverhältnisse, welche zu dieser Zweiseitigkeit des Körpers beitragen: wir finden in den beiden Hälften ganz ungleiche Gewebebildungen, indem z. B. die Epidermis der einen Seite einen ganz anderen Charakter als die der entgegengesetzten hat, und das Grundgewebe an der einen Seite ein mit Chlorophyll ausgestattetes Assimilationsgewebe darstellt, an der anderen Seite kein oder viel weniger Chlorophyll enthält und auch sonst anders gebaut ist. Manchmal ist diese Differenz des inneren Baues das vornehmlichste Merkmal der Zweiseitigkeit, ja es kann vorkommen, dass die äußere Form eines Pflanzenkörpers nichts von Zweiseitigkeit aufweist, und dass nur sein anatomischer Bau diesen Charakter verräth. Es kommt hinzu, dass auch die asymmetrischen Organe, auf die wir oben hinwiesen, einen ausgeprägt zweiseitigen inneren Bau besitzen. Man hat daher diese Zweiseitigkeit als die allgemeinere Erscheinung aufzufassen, von welcher die Monosymmetrie nur ein besonderer Fall ist. Zur Bezeichnung dieses Charakters ist der Ausdruck Bilateralität, neuerdings wohl auch Dorsiventralität gebräuchlich. Neuere Morphologen wenden hierfür nur das Wort Dorsiventralität an und benutzen Bilateralität in einem von seiner früheren Bedeutung ganz abweichenden Sinne, nämlich für diejenigen radiären Pflanzentheile, welche sich nur nach zwei Richtungen symmetrisch theilen lassen, und stellen diese in Gegensatz zu den übrigen radiären Organen, für die sie den Ausdruck radiär allein reserviren. Diesem Vorgehen kann ich als einem unnöthigen, ja sogar verwirrenden nicht beipflichten. Radiäre Glieder, die sich nur nach zwei Richtungen symmetrisch theilen lassen, sind von denen, wo dies in mehr als zwei Richtungen möglich ist, nicht so innerlich verschieden, dass eine Gegenüberstellung durch zwei generell verschiedene Bezeichnungsweisen geboten wäre, höchstens könnte man, wenn man die einen als bilateral bezeichnet, die anderen trilateral, quadrilateral etc. nennen, aber radiär sind sie alle. Dagegen soll der Ausdruck bilateral nach seiner alten guten Bedeutung eben den Gegensatz zweier verschiedener Seiten andeuten. Es mag hier noch daran erinnert werden, dass ein weiterer Ausdruck des bilateralen oder dorsiventralen Charakters auch in einer besonderen Reactionsfähigkeit der beiden Seiten solcher Organe gegenüber äußeren Reizen liegt, die wir in der Physiologie bei den Bewegungs-

erscheinungen kennen gelernt haben und die besonders in der plagiotropen Richtung dieser Glieder ihren Ausdruck findet (I. S. 472).

Nachdem wir hier das Begriffliche erläutert haben, möchte noch Einiges zu sagen sein über die Verbreitung dieser Gestaltsverhältnisse im Pflanzenreiche. Es würde irrig sein, wenn man vermuthen wollte, dass die beiden Typen, die wir hier als Polysymmetrie und als Monosymmetrie, beziehentlich Dorsiventralität einander gegenübergestellt haben, im Pflanzenreiche etwa in der Beziehung des Unvollkommneren zum Vollkommneren ständen, dass etwa die Polysymmetrie bei den niederen Pflanzenformen herrsche, und erst auf den höheren Stufen die Monosymmetrie erreicht werde. Es laufen vielmehr durch das ganze Pflanzen-



Fig. 231. Caulerpa crassifolia, eine einzellige Alge. *s* der Stamm, *v* dessen wachsender Scheitel, *w* Wurzeln, *b* Blätter. Nach SACHS.

reich beiderlei Gestaltstypen nebeneinander; von ganz nahe verwandten Species kann die eine nach diesem, die andere nach jenem Typus gestaltet sein, ja bei den höheren Pflanzen besitzt in der Regel ein und derselbe Pflanzenkörper radiäre und bilaterale Glieder zugleich. Schon auf den niederen Stufen des Gewächsreiches, bei den nicht cellulären Pflanzen, wo sich eben erst die polare Form aus der apolaren entwickelt, kann dies entweder nach dem polysymmetrischen oder nach dem monosymmetrischen Typus geschehen. Die nicht celluläre Alge Botrydium granulatum, welche uns oben in Fig. 228, S. 5 als Beispiel der Herausbildung der polaren Form aus einer apolaren Zelle diente, zeigt dies nach dem polysymmetrischen Typus; sie kann schon als Urform des orthotropen,

d. h. vertical aufwärts wachsenden radiären Sprosses und der in entgegengesetzter Richtung abwärts wachsenden Wurzel gelten. Dagegen besitzt die nahe verwandte, ebenfalls den Siphoneen angehörige nicht celluläre Alge Caulerpa crassifolia (Fig. 234) bereits eine hoch entwickelte Dorsiventralität; die Zelle ist hier gewachsen nicht in verticaler, sondern in horizontal kriechender Richtung. *r* ist ihr durch Spitzenwachsthum sich verlängernder Scheitel, *s* ihr hinteres Ende; dieser Körper stellt also den Spross dar; er ist aber ausgeprägt bilateral, zwar weniger in seinem anatomischen Bau, da hier ja ein nicht cellulärer Körper vorhanden ist, als vielmehr hinsichtlich der Seitenglieder, welche er erzeugt; denn er lässt an seiner Unterseite die als Wurzeln fungirenden, ins Substrat eindringenden Ausgliederungen *w*, an seiner Oberseite die mit Chlorophyll ausgestatteten, nach oben ans Licht hervorwachsenden Blätter *b* hervortreten. Leicht lassen sich aus der Caulerpa die bilateralen Formen der höheren cellulären Algen, der mit dem Namen Laub bezeichnete bilaterale und plagiotrope Spross der frondosen Lebermoose und selbst der bilaterale unterirdische Stock der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen ableiten, von dem wir ein Beispiel in Fig. 235 betrachten; wir unterscheiden den horizontal im Boden kriechenden dorsiventralen Spross II, der an seiner Unterseite nach abwärts wachsende Wurzeln und an seiner Oberseite die oberirdischen Organe, hier Blätter, in anderen Fällen besondere Sprosse trägt. Eine solche Pflanze ist also im Grunde von dem einfachen Urtypus der Caulerpa nur durch den cellulären Bau unterschieden; und darum betheiligt sich dann auch die Gewebebildung an der Hervorbringung der Bilateralität.



Fig. 235. Beispiel eines dorsiventralen Pflanzenkörpers, ein unterirdischer Stamm von Pteris aquilina *II*, der mit einem anderen Gabelzweig *II'* aus dem Stamme *I* entspringt, horizontal wächst, bei *ss* seinen Scheitel hat, nach unten Wurzeln, nach oben die in zwei Reihen stehenden Blätter *1* bis *8* trägt. Aus dem Blatte *1* entspringt eine Stengelknospe *IIIa* mit einem Blatt *b*. Nach Sachs.

Dorsiventrale Glieder sind übrigens unter den höheren Pflanzen mindestens ebenso häufig zu finden, wie radiäre. In den mit Laubblättern bekleideten Sprossen haben wir gewöhnlich eine Verbindung von ausgeprägt dorsiventralen Gliedern, wie es die Laubblätter meistens sind, mit einem radiären Gebilde, dem Stamme. Ja es giebt hier auch ganze beblätterte Sprossen von dorsiventralem Charakter; besonders häufig ist eine Sprossform, wo an der mehr oder minder plagiotropen Axe die Laubblätter in zwei Zeilen rechts und links inserirt sind und sich durch Torsionen ihrer Basis mit den morphologischen Oberseiten zenithwärts wenden und wo manchmal auch durch unsymmetrische Blattformen, die an den beiden Flanken des Sprosses gerade in entgegengesetzter Lage sich befinden, die Dorsiventralität des Ganzen erhöht wird, wie bei Begonia.

Ulmus etc. Eine reiche Fülle dorsiventraler Gestalten bieten die Blüthen und Blüthenstände der Phanerogamen.

Literatur. Mohl, Ueber die Symmetrie der Pflanzen. Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 12. — Wichura, Flora 1844. pag. 161. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. § 1, 23, 24. — Pfeffer, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg 1871. pag. 77. — Sachs, Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1874. § 27. — Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. II. — Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Daselbst II. pag. 353.

§ 110. Allgemeine Stellungsgesetze der Glieder des Pflanzenkörpers. Die verschiedenen Glieder des Pflanzenkörpers, die wir als Rhizom, Caulom und Phyllome unterschieden haben, entspringen eins aus dem andern. Wir haben schon bei der Definition dieser Glieder den Satz ausgesprochen, dass die Phyllome immer seitliche Auswüchse des Cauloms sind, an welchem sie in einer gewissen Ordnung entstehen. Das Rhizom steht zum Caulom einestheils in der Beziehung, dass es in der Rückwärtsverlängerung der Wachsthumsaxe, also in der Längsrichtung des Cauloms in entgegengesetzter Richtung liegt; anderntheils aber können Wurzeln auch als seitliche Auswüchse aus dem Caulom, also in ähnlicher Art, wenn auch nicht nach ganz gleicher Entstehungsweise wie die Phyllome entspringen. Wir haben dies z. B. schon an manchen dorsiventralen Sprossen kennen gelernt, jedoch auch an radiären kommt es häufig vor.

In allen diesen Fällen ist das von dem Spross erzeugte Glied dem erzeugenden ungleichartig (heterogen): der Spross trägt Blätter, beziehentlich Wurzeln, also etwas anderes als er selbst ist.

Aber gewöhnlich können die Glieder des Pflanzenkörpers auch Auswüchse erzeugen, welche ihnen gleichartig (homogen) sind: eine Wurzel kann neue Wurzeln, ein Spross neue Sprosse, ein Phyllom neue phyllomartige Seitenglieder tragen. Man pflegt in diesem Falle allgemein die Entstehung neuer Glieder als Verzweigung zu bezeichnen; sehr gewöhnlich sehen wir die Wurzeln der Pflanzen verzweigt, meistens auch die Sprosse, bei einigen Pflanzen auch die Blätter.

I. Die Verzweigungen. Die Verzweigungen in gleichnamige Glieder können sich an demselben Gliede mehrfach wiederholen; es kommen so Verzweigungssysteme zu Stande, aus einer Wurzel wird ein Wurzelsystem, aus einem Spross ein Sprosssystem, und wenn ein Blatt sich verzweigt, so entstehen die sogenannten zusammengesetzten, nämlich gefiederten, gefingerten etc. Blätter. In solchen Verzweigungssystemen unterscheidet man die Glieder der verschiedenen Ordnungen als primäre, secundäre, tertiäre etc. oder als Hauptglied oder Hauptaxe und Zweige oder Seitenaxen erster, zweiter etc. Ordnung. So redet man also von der Hauptwurzel und deren Seitenwurzeln oder ihren Zweigen erster, zweiter etc. Ordnung, ebenso vom Hauptspross und dessen Seitensprossen oder Zweigen verschiedener Ordnung. Uebrigens ist die Verzweigung nicht etwas nothwendig mit der Pflanzengestalt zusammenhängendes; denn es giebt auch Wurzeln und Sprosse, welche

nicht verzweigt sind. Derartige Pflanzenglieder nennt man unverzweigt oder einfach (simplex); die anderen generell verzweigt (ramosus).

Die Verzweigungen lassen sich auf zwei Grundformen zurückführen, insofern sie durch Zweitheilung (Gabelung) oder durch seitliche Sprossung zustandekommen; man nennt Verzweigungssysteme der ersteren Art Dichotomien, die der zweiten Art Monopodien.

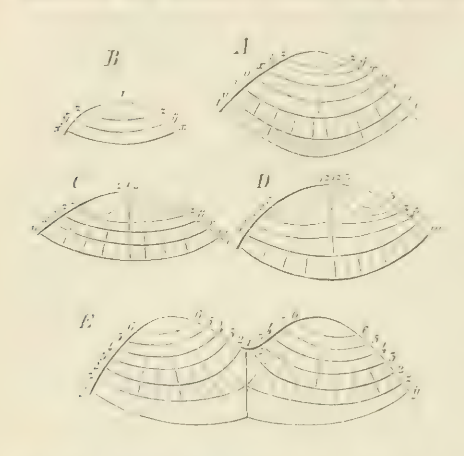


Fig. 236. Dichotomie des Thallus von Dictyota dichotoma. Entwickelungsfolge nach der Reihe der Buchstaben *A*—*E*; *t*—*z* bedeuten die Segmentirungen der Scheitelzelle vor ihrer Dichotomie; *1* ist die Theilungswand, durch welche die Dichotomie eingeleitet wird, *2*—*6* die Segmente der beiden neuen Scheitelzellen. Nach NÄGELI.

Bei der Dichotomie geht die Wachsthumsrichtung des Pflanzentheiles selbst in zwei neue Wachsthumsrichtungen über. Es liegt hier immer ein Spitzenwachsthum vor, mag der Pflanzentheil nun einzellig oder cellulär sein, mag das Spitzenwachsthum seines Scheitels durch eine Scheitelzelle (I., S. 116) oder durch ein Meristem (I., S. 122) vermittelt werden. Immer besteht die Dichotomie darin, dass in einer über die Mitte des Scheitels gehenden Stelle das Wachsen nachlässt, zu beiden Seiten dieser Stelle aber fortdauert, so dass also der endständige Vegetationspunkt sich gewissermaßen spaltet in zwei gleichwerthige neue Scheitelpunkte, die nun zwei gleichstarke, in divergirender Richtung fortwachsende Glieder erzeugen. Jeder Gabelzweig kann wieder eine neue Dichotomie bilden (Fig. 237). In sehr einfacher Weise zeigt sich diese Verzweigung z. B. bei der Alge Dictyota dichotoma, wo die Dichotomie eingeleitet wird durch die Theilung der Scheitelzelle in zwei neue Scheitelzellen, wie unsere Fig. 236 zeigt. In ähnlicher Weise verzweigt sich durch Dichotomie das flach ausgebreitete Caulom der frondosen Lebermoose. Auf einer Theilung eines vielzelligen aus Meristem bestehenden Vegetationsscheitels beruht die Dichotomie der Wurzeln und Stengel der Lycopodiaceen (Fig. 237).


Fig. 237. Wiederholt dichotomer Spross von Lycopodium complanatum.

Ein Monopodium entsteht, wenn unterhalb des unverändert fortwachsenden Scheitels neue gleichnamige Gebilde seitlich hervorwachsen, wobei ihre Längsaxen schief oder quer zu der des erzeugenden Gliedes gestellt sind. Auf diese Weise können z. B. aus einer Wurzel zahlreiche Seitenwurzeln, aus einem Sprosse viele Seitensprosse hervorgehen. Für die Seitenglieder ist dann das erzeugende Glied das gemeinsame Fuß-

stück: daher der Name Monopodium. In der Regel sind auch hier die seitlichen Glieder unter sich gleichstark, aber meist schwächer als das Hauptglied. Auch dieser Modus kann wieder durch mehrere Ordnungen von Verzweigungen hindurchgehen.

Sowohl die Dichotomien wie die monopodialen Systeme behalten nicht selten den ursprünglichen Charakter auch bei fernerem Wachsthum bei. Es kommt aber auch häufig vor, dass Haupt- oder Seitenaxen in veränderter Weise fortwachsen, so dass der ursprüngliche Charakter des Verzweigungssystemes im entwickelten Zustande undeutlicher wird, und dass Dichotomien aussehen wie Monopodien und umgekehrt. Man kann es oft einem fertig entwickelten System nicht ansehen, ob es durch Dichotomie oder monopodiale Auszweigung entstanden ist. Wir wollen daher die wichtigsten Abänderungen, welche die Verzweigungssysteme während der Ausbildung erfahren können, etwas näher betrachten.



Fig. 238. Sympodialer Spross von Selaginella repens; *a b* das Sympodium, am Scheitel bei *a* dichotomirend, *4* bis *1* die nächst älteren Gabelzweige, schwächer als die Hauptaxe entwickelt und abwechselnd links und rechts zur Seite gedrückt. Aus der Unterseite des Sprosses kommen stellenweise Wurzeln, die nach abwärts sich wenden.



Fig. 239. Racemöse Verzweigung des Stammes von Anagallis arvensis; die Zweige der Hauptaxe tragen hier die Blüthen.

1. Ein dichotomes Verzweigungssystem kann eine sympodiale Ausbildung annehmen, d. h. wenn bei jeder Gabelung der eine Zweig stärker als der andere, etwa so wie die Hauptaxe sich entwickelt. In diesem Falle bilden die Fußstücke der auf einander folgenden Gabelungen scheinbar eine Hauptaxe, an welcher die schwächeren Gabeläste wie seitliche Glieder erscheinen. In Wahrheit besteht also die scheinbare Hauptaxe aus Zweigstücken verschiedener Ordnung; sie wird daher als Scheinaxe oder Sympodium bezeichnet. Als ein solcher Fall ist die Verzweigung der Selaginella-Arten anzuführen, wo die Scheinaxe aus abwechselnd linken und rechten Gabelästen zusammengesetzt ist (Fig. 238).

2. Das Monopodium kann sich überhaupt nach zwei verschiedenen Typen ausbilden; racemös oder cymös.

a. Bei dem racemösen System ist die Hauptaxe schon ursprünglich stärker als die Seitenaxen und entwickelt sich auch fortan stärker oder doch wenigstens nicht schwächer als diese. Hier sind wieder folgende besondere Fälle zu unterscheiden.

α. Der echte racemöse Typus, wo die Hauptaxe das kräftigste Glied ist und an ihrer Seite in größerer Anzahl auf einander folgend schwächere Seitenaxen entspringen; dafür können der Stamm einer Fichte oder Tanne mit seinen Zweigen, aber auch die Stengel der Characeen, Equisetaceen und vieler krautartiger Phanerogamen, sowie die traubenartigen Blüthenstände als Beispiel dienen (Fig. 239, S. 23). Ebenso geben die verzweigten Wurzeln meist ein klares Beispiel des racemösen Typus. Wenn Blätter verzweigt sind, so geschieht dies sehr häufig racemös, und solche Blätter heißen gefiedert (folium pinnatum), weil zu beiden Seiten ihrer Mediane je eine Reihe seitlicher Glieder am Mittelkörper des Blattes entspringt, die, wenn sie ganz von einander getrennt sind, als Blättchen (foliola) bezeichnet werden; man redet dann von einem zusammengesetzten Blatte (folium compositum). Schreitet diese Verzweigung des Blattes in höhere Grade fort, so erhält man mehrfach zusammengesetzte Blätter (folium decompositum). Nicht immer geht die Verzweigung eines Blattes bis zu völliger Sonderung einzelner Blättchen, sondern nur vom Rande her bis zu einer mehr oder weniger tiefen Zertheilung der Blattfläche; je nach der Tiefe der Einschnitte spricht man dann von gelappten oder getheilten Blättern. Oft beschränken sich die Einschnitte sogar nur auf den Rand der Blattfläche; die ausspringenden Partien werden dann Zähne (dentes) genannt, und das Blatt heißt gezähnt (dentatum), wenn ein- und ausspringende Partien spitz und letztere gleichschenkelig sind, gesägt (serratum), wenn sie ungleichschenkelig sind, buchtig (sinuatum), wenn beide abgerundet, gekerbt (crenatum), wenn die Einschnitte spitz, die Zähne abgerundet sind, ausgeschweift (repandum), wenn es umgekehrt ist. Wenn der Blattrand ohne alle Zähne ist, so heißt das Blatt ganzrandig (integerrimum).

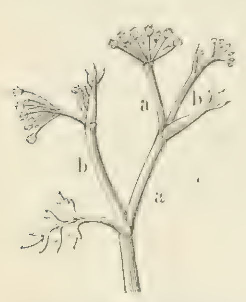


Fig. 240. Falsche Dichotomie eines Umbelliferenstengels. Erklärung im Texte.

β. Die falsche Dichotomie nach racemösem Typus. Diese entsteht in der Weise, wie es Fig. 240 an der Verzweigung eines Umbelliferenstengels versinnlicht: die Seitenaxe *b* entwickelt sich ebenso kräftig wie die Hauptaxe *a* und drängt dieselbe etwas aus ihrer bisherigen Richtung zur Seite, so dass Haupt- und Seitenaxe scheinbar zwei gleichwerthige Gabelzweige bilden, was also eine falsche Dichotomie ist. Das gleiche Verhältniss kann bei jeder folgenden Verzweigung der Hauptaxe sich wiederholen.


Fig. 241. Trichotomie am Blüthenstande von Valeriana officinalis.

γ. Die Trichotomie und Polytomie nach racemösem Typus. Hier wächst die Hauptaxe in gerader Richtung fort und trägt auf gleicher Höhe zwei oder mehr Seitenaxen, welche die gleiche Stärke wie jene erreichen, so dass sich eine aus drei oder mehr gleich starken und von einem Punkte entspringenden Axen bestehende Verzweigung bildet, wie Fig. 241 zeigt, was sich in allen folgenden Verzweigungen wiederholen kann. Eine solche Polytomie kann auch als Dolde, genauer racemöse Dolde bezeichnet werden. Auch Phyllome können nach diesem Typus verzweigt sein. Es sind das sogenannte handförmige oder gefingerte Blätter (folium digitatum), wo der Blattkörper aus mehreren in einer Ebene liegenden gleichstarken Abschnitten besteht. Diese erscheinen nun auch hier wieder bald nur als Lappen, bald als völlig von einander getrennte Blättchen (foliola). Im letzteren Falle heißt das Blatt zusammengesetzt, und je nach der Zahl der Blättchen dreizählig, fünfzählig etc.

b. Die cymöse Ausbildung des monopodialen Systems oder kurz die Cyma kommt dann zu Stande, wenn die Seitenaxen frühzeitig stärker wachsen als das

oberhalb ihrer Ursprungsstelle befindliche Stück der Hauptaxe und sich in der Folge auch stärker verzweigen als letztere, welche dann gewöhnlich bald aufhört sich zu verlängern. Hier sind wieder folgende besondere Fälle zu unterscheiden.

α. Das Dichasium, wo die Hauptaxe zwei auf gleicher Höhe gegenüberstehende, sich kräftig entwickelnde Zweige trägt, während sie selbst oberhalb der Ansatzstelle der letzteren nur eine schwache Entwickelung erreicht, indem sie meist nur eine auf einem dünnen Stiele stehende Blüthe darstellt. Für diesen Typus bieten die Verzweigungssysteme der Blüthenstände der Caryophyllaceen das beste Beispiel (Fig. 242).


Fig. 242. Dichasium von Cerastium triviale.

β. Das Polychasium, von dem vorigen Typus nur dadurch unterschieden, dass immer statt zwei drei oder mehr Seitenaxen auf gleicher Höhe entspringen, wie z. B. bei den Verzweigungen der Stengel von Euphorbia. Man kann diese Form auch als cymöse Dolde bezeichnen.

γ. Die falsche Dichotomie nach cymösem Typus. Sie unterscheidet sich von dem Dichasium nur dadurch, dass von dem Hauptspross oberhalb der Ursprungsstelle der beiden Seitenaxen nichts mehr zu sehen ist, indem daselbst nur eine kleine Blüthe sitzt, wie bei Viscum album (Fig. 243) oder die Hauptaxe bis auf jede Spur verkümmert, wie bei der Verzweigung von Syringa vulgaris. Die beiden gleichstarken Seitenaxen sehen dann aus wie eine Dichotomie. Nach dem gleichen Typus würde sich auch eine Polytomie denken lassen.

δ. Die sympodiale Ausbildung einer cymösen Verzweigung kommt dann zu Stande, wenn jedesmal nur ein Seitenspross sich kräftiger entwickelt, als der über seinem Ursprung liegende Theil des Muttersprosses. Ein solches Verzweigungssystem wird Monochasium genannt. Während der Theil des Muttersprosses, der über dem Ursprunge des Seitensprosses liegt, nur eine schwache Entwickelung erreicht oder frühzeitig ganz abstirbt, ist der Seitenspross dem Basalstück des Muttersprosses ebenbürtig und stellt scheinbar seine directe Verlängerung dar; es bildet sich also auch hier wieder aus auf einander folgenden ungleichwerthigen Sprossstücken, die sich mehr oder weniger in eine Flucht stellen, eine Scheinaxe oder ein Sympodium. Eine cymös-sympodiale Verzweigung liegt z. B. bei manchen Blüthenständen vor, wie bei denen von Sedum und Sempervivum, wo die Endstücke der jedesmaligen Muttersprosse mit einer Blüthe abschießen, so dass die Blüthen einseitig an der sympodialen Axe über einander stehen. Nach demselben Typus bauen sich viele unterirdische Stöcke (Fig. 244, S. 26), desgleichen die vegetativen Sprosse mancher Laubhölzer auf, wie die von Tilia, Fagus, Carpinus, Corylus, Robinia etc. Jeder Jahrestrieb schließt hier mit einer kräftigen Seitenknospe ab (Fig. 245*a*, S. 26); die oberhalb der Ursprungsstelle der letzteren liegende eigentliche Verlängerung der Axe (*t*) stirbt ab; die Fortsetzung des Sprosses geschieht also im nächsten Jahre durch jene Seitenknospe. Die Stämme und Aeste sind also hier Scheinaxen, zusammengesetzt aus um je ein Jahr jüngeren Sprossstücken, welche aufsteigend höheren Verzweigungsgraden angehören. Ebenso ist der unterirdische Stock vieler perennirender Phanerogamen ein Sympodium, weil der oberirdische blüthentragende Spross jährlich abstirbt und der unterirdische

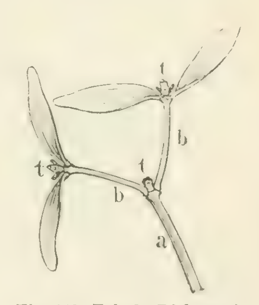


Fig. 243. Falsche Dichotomie von Viscum album; *a* der Hauptspross, *t* dessen endständige Blüthe, *bb* die beiden Seitenaxen, welche die scheinbare Dichotomie bilden, jede schließt wieder mit einer Blüthe *t* ab und wiederholt dann dieselbe Verzweigung.

Stock durch eine Seitenknospe in der bisherigen Richtung fortgebildet wird. Auch bei den sogenannten fußförmigen Blättern (folium pedatum) von Helleborus, Amorphophallus etc. ist jede der beiden Hälften des Blattes durch sympodiale Auszweigung entstanden (Fig. 246).

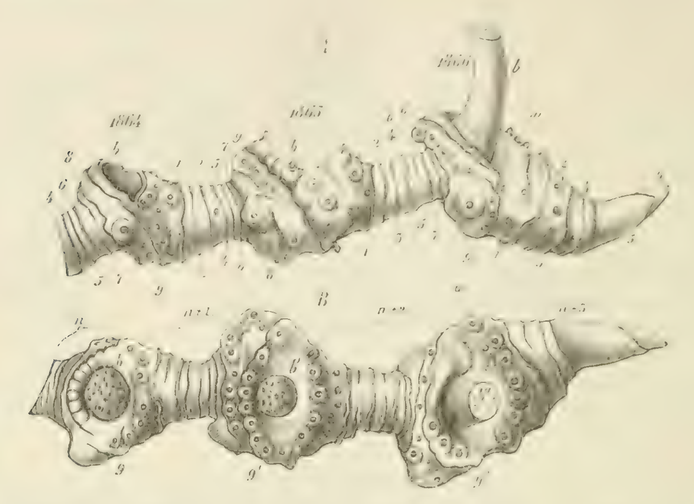


Fig. 244. Unterirdischer Stock von Polygonatum multiflorum; vorderes, aus vier Jahrgängen bestehendes Stück. *A* im Profil, *B* von oben gesehen. Die Wurzeln sind abgeschnitten, ihre Stellung ist an den rundlichen Warzen kenntlich; *b*, *b'*, *b''* sind die Ansatzstellen der oberirdischen Fortsätze des Sprosses; am Grunde derselben hat immer eine Seitenknospe, die dem Basalstück des Muttersprosses ebenbürtig wird, den unterirdischen Stock in Form eines Sympodiums fortgesetzt. Nach SACHS.



Fig. 245. Spross der Linde, dessen letzte Seitenknospe *a* die Bildung des Sympodiums im nächsten Jahre veranlasst.



Fig. 246. Fußförmige Blätter von Amorphophallus bulbosus. *A* mit einmaliger, *B* mit dreimaliger Auszweigung der Lamina nach sympodialem Typus. Nach SACHS.

II. Die Anordnung der Seitenglieder an der gemeinsamen Axe. Sowohl bei der Verzweigung eines Pflanzentheiles, als auch wenn heterogene Seitenglieder vorhanden sind, treten die seitlichen Glieder meistens in einer größeren Anzahl auf, so dass ihre gegenseitige Anordnung an der gemeinsamen Hauptaxe in Betracht gezogen werden muss.

Diejenige Stelle der Oberfläche der Hauptaxe, welche von der Basis des seitlichen Gliedes bedeckt ist, heißt die Insertionsfläche des letzteren. Denkt man sich eine Ebene, welche durch die Axe des Seitengliedes gelegt ist und dasselbe symmetrisch theilt, zugleich aber die Axe des Hauptgliedes enthält, so hat man die Mediane des Seitengliedes. Die Feststellung derselben ist für die Orientirung über die gegenseitigen Stellungen der seitlichen Glieder von Wichtigkeit. Wenn nämlich mehrere an verschiedenen Stellen der Hauptaxe stehen, so sind überhaupt zwei Fälle denkbar. Entweder ihre Insertionspunkte liegen gerade überein-

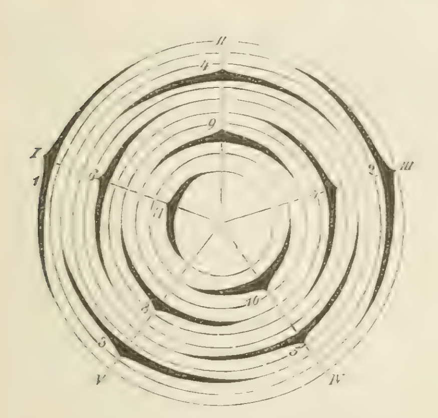


Fig. 247. Diagramm eines Sprosses mit einzeln nach constanter Divergenz $^2/_5$ gestellten Blättern. Nach Sachs.

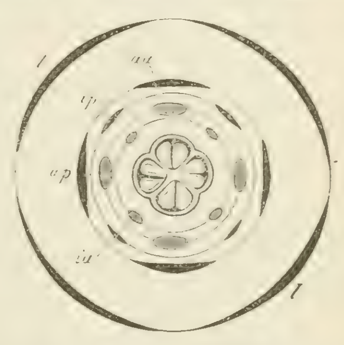


Fig. 248. Diagramm des Blüthenstengels von Paris quadrifolia; *ll* Quirl der großen Laubblätter unter der Blüthe; *ap* äußeres, *ip* inneres Perigon, *aa* äußere, *ia* innere Staubblätter; in der Mitte die aus vier Fruchtblättern bestehende Fruchtanlage. Nach Sachs.

ander, ihre Medianen fallen zusammen; solche Seitenglieder bilden zusammen eine gerade Reihe oder Orthostiche. Oder ihre Insertionen liegen nicht gerade über einander, ihre Medianen schneiden sich unter irgend einem Winkel. Der letztere heißt die Divergenz und wird in Bruchtheilen des Umfanges der Hauptaxe angegeben; er beträgt also z. B. $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$ etc. Die Betrachtung wird erleichtert, zumal da, wo verschiedene Stellungsverhältnisse an derselben Axe mit einander abwechseln, wie es oft in den Blüthen der Fall ist, wenn man die Divergenzen auf die Horizontalprojection des senkrecht gedachten Axengebildes aufträgt, wie es unsere Figuren 247 und 248 versinnlichen. Die Querschnitte der Hauptaxe, welche Seitenglieder tragen, sind als concentrische Kreise verzeichnet, und zwar so, dass der äußerste Kreis dem untersten, der innerste dem obersten Querschnitt entspricht. Auf diese Kreise trägt man die Insertionen der Glieder als Punkte ein oder man deutet ungefähr die Formen der Insertionsflächen selbst an. Eine solche Projection

nennt man ein Diagramm. Die Medianen der Glieder erscheinen hier als radiale Linien, welche zugleich die Orthostichen angeben.

Von dem vorgefassten Bestreben ausgehend, irgendwelche allgemein gültige Gesetze für die Stellungsverhältnisse der seitlichen Glieder bei den Pflanzen aufzufinden, hat man aus der Fülle der Pflanzenformen gewisse gleichartige Fälle ausgewählt und die auf diese passenden Constructionen lange Zeit für das allgemeine Gesetz zumal der Blattstellungen erklärt. Wenn man aber alle uns bekannten Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder im Pflanzenreiche zur prüfenden Vergleichung heranzieht, so erkennt man sehr bald, dass es ganz unmöglich ist, auch nur irgend etwas allgemein Zutreffendes hierfür aufzustellen. Wir können die Stellungsverhältnisse zunächst in drei verschiedene Hauptarten eintheilen, die wir als Spiralstellungen, Quirlstellungen und aspirale Stellungen bezeichnen wollen.

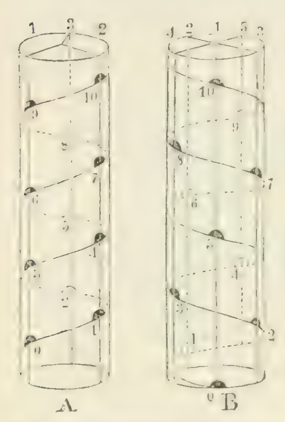


Fig. 249. Construction der Grundspirale an einer durchsichtig gedachten Axe; *0, 1, 2, 3* etc. die auf einander folgenden Insertionen, welche durch die Grundspirale verbunden werden. Die senkrecht über einander stehenden Insertionen sind durch die Orthostichen verbunden, deren Zahl am oberen Ende angegeben ist. *A* mit $^1/_3$ Stellung in linkswendiger Spirale, *B* mit $^2/_5$ Stellung in rechtswendiger Spirale.

1. Spiralstellungen. Darunter versteht man alle diejenigen Fälle, wo auf einer Querscheibe der Hauptaxe allemal nur ein Seitenglied, also jedes auf einer anderen Querscheibe sich befindet, und zwar so, dass, wenn man von der Basis nach der Spitze der Hauptaxe fortschreitet, jedes nächst höhere Seitenglied dem vorangehenden immer nach derselben Richtung hin und im Allgemeinen um einen gleichen Divergenzwinkel ausweicht, so dass also die Linie, welche ihre Insertionen verbindet, eine die Hauptaxe in mehr oder minder regelmäßigen Steigungen umlaufende Schraubenlinie oder Spirale ist. Diese Linie nennt man die Grundspirale. In der beschreibenden Botanik werden alle solche Stellungen generell als wechselständig (alternus) bezeichnet. Man pflegt die Grundspirale in der Weise zu construiren, dass man die beiden aufeinander folgenden Glieder immer auf dem kürzesten Wege des Axenumfanges mit einander verbindet, was man sich mit Hülfe unserer schematischen Figuren 249 leicht klar machen kann. Dann wird selbstverständlich die Grundspirale entweder rechts- oder linksum aufsteigen, und man bezeichnet sie hiernach als rechtswendig oder rechtsläufig, beziehentlich linkswendig oder linksläufig. An jedem Seitengliede heißt derjenige Rand der Insertion, welcher am aufsteigenden Theile der Grundspirale liegt, der anodische, der dem absteigenden Stücke derselben zugekehrte der kathodische.

Bei den Spiralstellungen ergeben sich einige rein mathematische Verhältnisse, die zwar für die Charakteristik jener in Betracht kommen, die man aber nicht für den Ausdruck organischer Gestaltungsprocesse halten darf, da man zu ihrer

Betrachtung die Pflanze gar nicht braucht, sondern sie sich auch an jedem geeigneten anorganischen Schema, etwa an Münzen, die man nach einer gewissen Ordnung auf den Tisch legt, oder mittelst einer entsprechenden Zeichnung klar machen kann. Zunächst hat man immer festzustellen, wie groß die Divergenz bei einer Spiralstellung ist. Dieselbe beträgt meist einen rationellen Bruchtheil des Umfanges der Hauptaxe; es steht also nach einer Anzahl von Insertionen immer wieder eine solche gerade über der ersten. Sehr häufig finden sich bei den Pflanzen Spiralstellungen mit der Divergenz $^1/_2$, noch häufiger mit der von $^1/_3$ oder einem Bruch, welcher zwischen diesen beiden Werthen liegt, etwa $^2/_5$ oder $^3/_8$. Man pflegt hiernach die Spiralstellungen mit diesen Bruchzahlen zu bezeichnen. Es ist selbstverständlich, dass sämmtliche Seitenglieder bei der $^1/_2$-Stellung in zwei Orthostichen, bei der $^1/_3$-Stellung in drei, bei der $^2/_5$-Stellung in fünf Orthostichen stehen, und man nennt daher auch die erstere die zweizeilige, die anderen die dreizeilige, fünfzeilige etc. Bei einem Divergenzbruche giebt also zugleich der Nenner an, wie viel Orthostichen vorhanden sind, außerdem aber auch, wie viel Insertionen zu einem sogenannten Cyclus gehören, d. h. zu demjenigen Theile der Grundspirale, den man zurücklegen muss, um von irgend einer Insertion bis zur senkrecht darüber stehenden zu gelangen. Bezeichnet man nämlich, mit 0 beginnend, die von unten nach oben auf einander folgenden Insertionen mit Nummern, so steht nothwendig bei $^1/_2$-Stellung die zweite, bei $^1/_3$-Stellung die dritte, bei $^2/_5$-Stellung die fünfte Insertion über derjenigen, von der man ausgeht (vergl. Fig. 249, S. 28). Der Zähler des Divergenzbruches giebt dagegen an, wie viel Umläufe zu einem Cyclus gehören. — Selbstverständlich lassen sich bei allen Spiralstellungen mit Ausnahme der $^1/_2$-Stellung auch noch andere regelmäßige Schraubenlinien construiren, welche steiler als die Grundspirale aufsteigen, wenn man höhere Insertionen mit einander verbindet. Wenn sehr dichte Stellungen mit hohen Divergenzbrüchen und sehr niedergedrückter Grundspirale vorhanden sind, treten diese steileren Spiralen, von denen die einen nach rechts, die anderen nach links sich wenden, sogar viel deutlicher als die Grundspirale hervor. Man kann sich davon überzeugen an unserer Construction Fig. 250, welche die Cylinderoberfläche einer Hauptaxe in eine Ebene gelegt darstellt; das Gleiche kann man auch z. B. an den Ziegeln auf einem Dache und natürlich auch an solchen Pflanzentheilen beobachten, wo sehr zahlreiche Seitenglieder in dicht gedrängter Stellung auf einer Axe Platz gefunden haben, wie namentlich an den Zapfen der Pinus-Arten, oder an den Blüthen der Sonnenrosenköpfe. Diese steileren Spiralen nennt man die Nebenzeilen, Schrägzeilen oder Parastichen. Auch diese zeigen wiederum aus rein geometrischen Gründen gewisse Gesetzmäßigkeiten, die wir noch kurz berühren wollen. In Fig. 250 haben die Seitenglieder die $^{13}/_{34}$-Stellung; es steht also über irgend einer beliebigen mit 0 bezeichneten Ausgangs-Insertion erst die Insertion 34 gerade senkrecht. Die in der Figur eingezeichnete Grundspirale tritt weit weniger deutlich hervor als die Parastichen. Während die Grundspirale nach links aufsteigt,

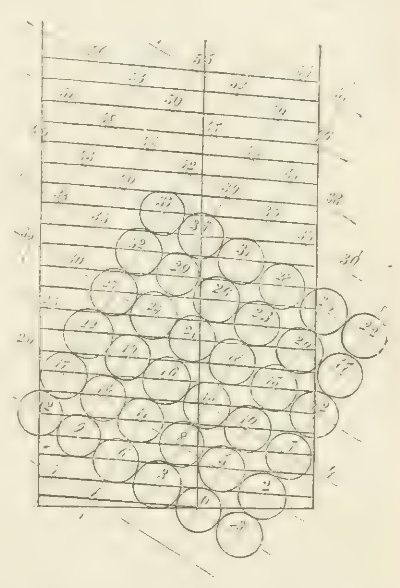


Fig. 250. Schematische Darstellung der $^{13}/_{34}$-Stellung auf der in eine Ebene gelegten Cylinderfläche eines Pflanzentheiles. Die einzelnen Insertionen durch Kreise bezeichnet und numerirt. Durch Linien sind außer der Grundspirale noch zweierlei Parastichen, die Dreier- und Fünferzeilen angedeutet. Nach SCHWENDENER.

unterscheidet man als am wenigsten steile Parastichen die nach rechts aufsteigenden, welche die Insertionen 0, 2, 4, 6 etc., sowie 1, 3, 5, 7 etc. verbinden und deren es zwei giebt, da sie jede zweite Insertion treffen. Die nächst steileren Parastichen wenden sich wieder nach links und berühren die Insertionen 0, 3, 6, 9, 12 etc., 2, 5, 8, 11, 14 etc., und 1, 4, 7, 10, 13, 16 etc.; es sind ihrer drei, weil sie jede dritte Insertion berühren, und werden darum die Dreierzeilen genannt. Dann folgen wiederum nach rechts gehend abermals steilere Schrägzeilen, durch 0, 5, 10, 15, 20 etc., durch 3, 8, 13, 18, 23 etc., durch 1, 6, 11, 16, 21 etc., durch 4, 9, 14, 19, 24 etc. und durch 2, 7, 12, 17, 22 etc. bezeichnet, die Fünferzeilen. Dann nach links in noch steilerer Richtung ansteigend finden sich Parastichen, welche die Insertionen 0, 8, 16, 24, 32 etc. verbinden; solcher giebt es acht, und sie stellen die Achterzeilen dar. Die steilste Parastiche würde dann wieder rechts sich wendend durch 0, 13, 26, 39 aufsteigen; wir können 13 solcher Parastichen zählen. Im vorliegenden Falle ist die nun folgende durch Insertion 0 und 34 bezeichnete Zeile zur Orthostiche geworden, weil 34 über 0 steht, und solcher giebt es also 34. Hätten wir eine noch höhere Stellung vor uns, so würde diese Zeile noch nicht senkrecht, sondern wieder nach links als sehr steile Parastiche verlaufen. Die Anzahl der einzelnen Arten von Nebenzeilen gehört also, wenn wir mit der Grundspirale beginnen, wiederum der Reihe 1, 2, 3, 5, 8, 13 etc. an.

Wiewohl Stellungen aus der Reihe 1, 2, 3, 5, 8 etc. im Pflanzenreiche weitaus die häufigsten sind, so kommen doch auch solche vor, die einer anderen Reihe angehören, z. B. der Reihe 1, 3, 4, 7, 11, 18 etc. mit den Divergenzen $^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$ $^5/_{18}$ etc.; oder der Reihe 1, 4, 5, 9, 14, 23 etc. mit den Divergenzen $^1/_4$, $^1/_5$, $^2/_9$, $^3/_{14}$, $^5/_{23}$ etc., wobei die analogen Gesetze wie bei der vorigen Reihe gelten.

Mit Hülfe der Parastichen kann man leicht solche Divergenzen bestimmen, die sich schwer direct ermitteln lassen, wie es bei sehr dicken und dicht mit zahlreichen Seitengliedern bedeckten Hauptaxen der Fall ist, bei denen es kaum sicher möglich ist, von einer mit 0 bezeichneten Insertion ausgehend diejenige herauszufinden, welche mit 1 zu bezeichnen wäre. Nehmen wir an, die in Fig. 250, S. 29 schematisch dargestellte Stellung soll bestimmt werden, so bezeichnen wir eine beliebige Insertion mit 0. Es fallen uns zwei Systeme von Schrägzeilen als die deutlichsten auf; sie sind in der Figur mit Linien bezeichnet. Da wir nun im Ganzen drei der nach links gehenden Parastichen zählen, so sind dies Dreierzeilen, und wir geben der nächsten in dieser Zeile neben 0 liegenden Insertion die Ziffer 3. Die steileren rechts gehenden Parastichen sind in der Fünfzahl vorhanden, es sind Fünferzeilen, und somit erhält die in dieser Zeile neben 0 stehende Insertion die Ziffer 5. Auf diese Weise können wir nun sehr leicht mit der Nummerirung fortfahren, so lange bis wir diejenige Insertion beziffert haben, welche genau senkrecht über 0 steht und deren Ziffer uns dann unmittelbar den Divergenzbruch angiebt.

Das Pflanzenreich bietet uns die verschiedenartigsten der hier theoretisch erörterten Spiralstellungen dar, und es ist namentlich die Anordnung der Phyllome, also die sogenannte Blattstellung, in welcher wir Beispiele für alle diese Stellungen finden. Für die specielle Morphologie sind diese Verhältnisse keineswegs belanglos, denn wir werden sehen, dass z. B. der für die einzelnen Phanerogamenfamilien charakteristische Aufbau der Blüthen wesentlich mit durch die Stellungsverhältnisse der Blüthenblätter bedingt wird, und dass sogar die Stellungen der Phyllome überhaupt in ganzen Familien constant und darum für diese charakteristisch ist. So herrschen z. B. bei den Gramineen die zweizeilige Blattstellung, bei den meisten Cyperaceen die dreizeilige, bei zahlreichen Dicotylenfamilien die $^2/_5$- oder $^3/_8$-Stellung, bei den Coniferen in der vegetativen Region und besonders in den reproductiven Axen höhere Divergenzbrüche. Alle diese Stellungsverhältnisse pflegen bei jeder Pflanzenart und jedem Pflanzentheile constant zu sein.

Es ist aber leicht einzusehen, dass dies im Wesentlichen von allerdings constanten, aber rein äußerlichen Umständen bedingt ist. Ob wir eine $^1/_2$- oder eine $^1/_3$- oder eine höhere Stellung erhalten, wird offenbar hauptsächlich davon abhängen, wieviel Raum auf der Oberfläche der Hauptaxe vorhanden ist, und wieviel Raum

andererseits die einzelnen Insertionen bei ihrer ersten Anlage beanspruchen; denn letztere bedecken bald nur eine kleine Fläche, bald greifen sie weit um den Umfang der Hauptaxe herum. Man muss nämlich wissen, dass die in spiraliger Stellung sich anordnenden Seitenglieder, also besonders die Blätter, immer nahe dem Scheitel der Hauptaxe dergestalt angelegt werden, dass sie zunächst dicht neben und über einander stehend sich in den dort vorhandenen Raum der Axenoberfläche theilen müssen. Auch diejenigen Blätter, die an einem erwachsenen Sprosse weit von einander entfernt stehen, befanden sich in der Anlage am Vegetationspunkte des Sprosses mit ihren Insertionen in gegenseitiger Berührung. Es ist also im Allgemeinen nur in der Richtung nach dem freien Scheitel der Hauptaxe hin Raum für das Hervortreten neuer seitlicher Glieder, und daraus folgt, dass die neu hinzukommenden Anlagen in dem freien Raume über den obersten jüngsten Gliedern Platz nehmen müssen, oder mit anderen Worten, dass die seitlichen Glieder auch in derjenigen Reihenfolge nach einander entstehen, wie sie in der Grundspirale oder in den Parastichen mit auf einander folgenden Nummern versehen sind, dass jene Schraubenlinien also auch als genetische Spiralen bezeichnet werden können, ohne dass wir darin etwas anderes als den Ausdruck eines rein geometrischen Verhältnisses erblicken können.

Wenn Axenorgane verzweigt und die Zweige ebenso wie die Hauptaxe mit Seitengliedern in spiraliger Stellung besetzt sind, so steigt die Grundspirale an beiden entweder in gleicher oder in entgegengesetzter Richtung auf. In jenem Falle heißen die Zweige homodrom oder gleichläufig, im letzteren Falle antidrom oder gegenläufig. Außerdem ist dabei auf den sogenannten Anschluss der Grundspirale des Zweiges an diejenige der Hauptaxe zu achten. In der Regel entspringen nämlich die Zweige unmittelbar über einem Blatte, in der Axel eines Blattes. Meistens beginnt nun die Stellung der Seitenglieder des Zweiges mit einer Verschiebung des ersten Blattes gegen das Blatt der Hauptaxe, aus dessen Axel der Zweig entspringt. Bei den Monocotylen pflegt das erste Blatt des Zweiges auf der Hinterseite desselben, d. h. der Hauptaxe zugekehrt zu stehen; bei den Dicotylen stehen gewöhnlich die beiden ersten Blätter des Zweiges rechts und links von der Mediane jenes Blattes, und dann erst setzt sich die Stellung in derselben Weise wie an der Hauptaxe fort.

2. Quirlstellungen oder Wirtelstellungen. Sehr häufig stehen auf einer Querscheibe der Hauptaxe zwei oder mehr Seitenglieder zugleich, wobei sie sich im Umfange gleich vertheilen, so dass sie alle gleichweit von einander abstehen und den Umfang der Hauptaxe in gleiche Theile theilen. Eine solche Stellung heißt ein Quirl oder Wirtel (verticillus), und die Stellung selbst quirl- oder wirtelständig (verticillatus). Nach der Zahl der Glieder, welche den Quirl bilden, bezeichnet man denselben als zwei-, drei-, vier-, fünf- etc. bis vielgliedrig (Fig. 252, S. 32). Die erstere Stellung, wo also zwei diametral gegenüberstehende Glieder vorhanden sind, wird speciell gegenständig oder opponirt (oppositus) genannt (Fig. 251). Die Quirlstellung hat nun mit der Spiralstellung das gemein, dass, wenn gleichzählige Quirle aufeinanderfolgen, dies mit einer bestimmten Divergenz geschieht, und zwar in den meisten Fällen so, dass die Glieder eines Quirles gerade über die Mitte der Zwischenräume der Glieder des vorausgehenden Quirles fallen, also immer jeder dritte wieder gerade über dem ersten steht. Man nennt daher in solchem Falle die Quirle alternirend, und spricht wohl auch bei den zweigliedrigen Quirlen von einer gekreuzten oder decussirten Stellung. Es ließe sich also allenfalls auch hier noch eine Spiralstellung annehmen, indem man mehrere Grundspiralen construirte, nämlich soviele als ein Quirl Glieder hat; jede würde dann von einem Gliede eines Quirles

nach dem nächststehenden Gliede des folgenden Quirles aufsteigen. Es kommt aber auch vor, dass zwei aufeinander folgende Wirtel nicht alterniren, sondern mit ihren Gliedern gerade übereinander, also in der gleichen Mediane stehen; sie heißen dann superponirt. Dieser Fall kommt jedoch nur selten, z. B. in den Blätterquirlen mancher Blüthen vor.

Während es nun freilich zum Begriff des echten Quirles gehört, dass seine Glieder genau auf gleicher Querzone der Hauptaxe stehen, so giebt es doch auch quirlähnliche Stellungen, welche streng genommen Spiralstellungen sind, wo aber die Spirale so niedergedrückt ist, dass die Glieder alle auf gleicher Höhe zu stehen scheinen. Solche sogenannte Scheinquirle haben wir in den Kelchen der meisten Blüthen der Angiospermen; sie bestehen aus fünf Blättern, welche nach der $^2/_5$-Stellung spiralig angeordnet sind und so einen fünfgliedrigen Quirl zu bilden

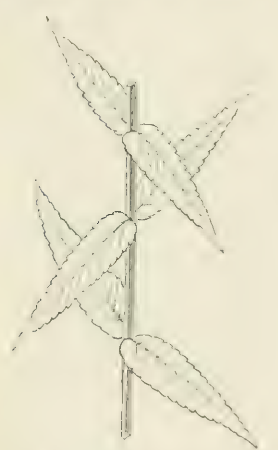


Fig. 251. Zweigliedrige Quirle oder opponirte Blätter in decussirter Stellung am Stengel von Stachys palustris.



Fig. 252. Quirlständige Blätter in dreigliedrigen Quirlen am Stengel von Lysimachia vulgaris.

scheinen. Dieses Stellungsverhältniss ist oft bei der ersten Anlage der betreffenden Blätter, wo diese successiv nach der $^2/_5$-Stellung in die Erscheinung treten, deutlicher als später, wenn die Blüthen erwachsen sind; aber auch dann lässt sich die wahre Stellung aus den Deckungsverhältnissen erschließen, indem die äußeren oder untersten Blätter mit ihren Rändern die inneren oder obersten in der der Grundspirale entsprechenden Folge bedecken.

Für die Wirtelstellungen bieten wiederum die Phyllome die reichlichsten Beispiele. Auch sie sind für die Blattstellungen ganzer Pflanzenfamilien charakteristisch. So ist z. B. bei den Caryophyllaceen, Elatinaceen, Hypericaceen, Labiaten, Rubiaceen, Caprifoliaceen, Oleaceen etc. die quirlige, beziehendlich opponirte Blattstellung fast durchgängig Regel.

3. Aspirale Stellungen. Es giebt Pflanzentheile von verhältnissmäßig großer Oberfläche, welche mit zahllosen Seitengliedern von relativ

sehr kleiner Insertionsfläche buchstäblich voll bedeckt sind, und wo daher jeder Versuch, dieselben zu zählen oder irgend eine regelmäßige Stellung derselben herauszufinden, von vornherein scheitert. In der That entstehen hier auch die Seitenglieder in einer ganz anderen Succession, als es bei den Spiral- und Quirlstellungen der Fall ist, und dieser Umstand lehrt uns auf das Ueberzeugendste, dass es ganz unnatürlich sein würde, die Spiraltheorie auf diese Fälle auszudehnen. Der Blüthenkolben von Typha kann als Beleg hierfür dienen. Er ist im entwickelten Zustande mit einer ungeheuren Menge äußerst kleiner, dicht aneinander gepresster Blüthen bedeckt. Schon in der ersten Jugend, wenn eben die Blüthen angelegt werden, ist der Kolben, der also ein Caulom darstellt, ein langer, dicker, walzenförmiger Körper. Ich finde die Entstehung der Blüthen darauf in der Weise, wie es Fig. 253 zeigt, welche ein kleines Stück der Oberfläche dieser Walze in der Längsrichtung zu der Zeit darstellt, wo die Blüthenanlagen in Form kleiner Höcker an der Oberfläche soeben sichtbar werden. Man sieht an der ungleichen Größe dieser Höcker, dass dieselben an jeder beliebigen Stelle des Kolbens sehr ungleichzeitig auftreten und räumlich ohne jede Regel: zwischen den größten ältesten, die selbst ohne jede Ordnung stehen, sind ebenso ordnungslos kleinere jüngere entstanden, und neue kleinste kommen noch zum Vorschein, wo irgend noch Raum für sie geblieben ist, bis zuletzt die ganze Oberfläche ausgenutzt ist. Wahrscheinlich entstehen noch in manchen anderen ähnlichen Blüthenständen die Blüthen in dieser Weise, wo also von einer Spiralstellung keine Rede sein kann.

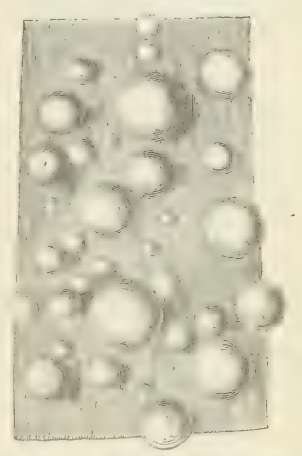


Fig. 253. Kleines Stück der Oberfläche aus der Mitte eines jungen Kolbens von Typha latifolia in der Längsansicht. Die erste Anlage der Blüthen in Form runder Höcker, deren Alter sich nach ihrer Größe richtet, erfolgt in völlig regelloser Stellung. 120fach vergrößert.

Ebensowenig haben mit einer Spiralstellung etwas zu thun die Anordnungen der Seitenwurzeln an der Hauptwurzel. Dieselben stehen allgemein in Längsreihen, also in Orthostichen, deren es zwei, drei oder mehr giebt, die um gleiche Theile des Umfanges der Hauptwurzel von einander abstehen, was mit der Zahl der in der Wurzel verlaufenden Fibrovasalstränge zusammenhängt. In jeder einzelnen Längsreihe stehen aber die Seitenwurzeln in regellos wechselnder Anzahl und Entfernung, so dass hier die Orthostichen das einzig Regelmäßige in der Stellung sind. Noch viel unregelmäßiger ist meist die Stellung der Seitenwurzeln, welche aus Stengelorganen entspringen, zumal da hier oft rein äußere Verhältnisse maßgebend sind, wie die Lage des Stengels gegen die Verticale, weil die Seitenwurzeln oft vorwiegend aus der unteren Seite eines schief oder horizontal stehenden Stengels entspringen.

Ganz ausgeschlossen ist die Spiralstellung auch an vielen bilateralen oder dorsiventralen Pflanzentheilen. Denn während es mit der Natur der radiären Pflanzentheile zusammenhängt, dass auch ihre Seitenglieder ringsum gleich vertheilt sich anordnen und somit eine Spiralstellung ermöglichen, ist es für die bilateralen Pflanzentheile sogar meistens charakteristisch, dass sie nur an einer Seite mit seitlichen Gliedern ausgestattet sind, so dass also die Spiraltheorie auf sie nicht anwendbar ist. Einen sehr einfachen Fall hiervon zeigt uns das oben Fig. 234, S. 19 dargestellte bilaterale Caulom von Caulerpa, welches nur an der Oberseite Blätter, an der Unterseite Wurzeln trägt. Namentlich bieten die sogenannten kriechenden Caulome mancher Gefäßkryptogamen Beispiele dorsiventraler Pflanzentheile, an denen die Phyllome an der Rücken- oder Oberseite entweder in einer einzigen Reihe, wie bei Lygodium, oder in zwei Reihen abwechselnd links und rechts stehen, so dass die Linie, welche ihre Insertionen verbindet, eine auf der Rückenseite des kriechenden Cauloms hinlaufende Zickzacklinie ist, während aus der Unterseite nur die Wurzeln entspringen, wie z. B. bei vielen Rhizocarpaceen, bei Polypodium etc. Unter den Phanerogamen bieten die sogenannten einseitswendigen Blüthenstände, die man auch als Wickel bezeichnet und die besonders bei Boraginaceen und Solanaceen vorkommen (Fig. 254), ein weiteres Beispiel. Die Axe des Blüthenstandes ist hier dorsiventral und abwärts spiralig eingerollt, sie trägt als ein Monopodium, jedoch nur auf ihrer convexen Rückenseite zweireihig angeordnete Blüthen, wie dies am Vegetationspunkt einer solchen Blüthenstandsaxe, den unsere Fig. 255 von der Rückenseite gesehen zeigt, erkennbar ist.



Fig. 254. Einseitswendiger Blüthenstand von Myosotis, einer Boraginacee.

Fig. 255. Junger Blüthenstand von Symphytum, einer Boraginacee, *v* der Vegetationspunkt, *bb* junge Blüthen. Nach SACHS.

Der Kolben von Arum ternatum ist an der einen Seite der Länge nach mit dem großen Deckblatt verwachsen; er ist daher auch nur einseitig, an der nicht verwachsenen Seite, mit Blüthen besetzt. Die als Laub bezeichneten bandförmigen kriechenden Caulome vieler Lebermoose, die ebenfalls dorsiventral sind, tragen nur auf der Mittellinie ihrer Bauchseite, wo außerdem auch die zahlreichen Wurzelhaare entspringen, ihre kleinen hautartigen Blätter in einer oder in zwei Längsreihen.

III. Gegenseitige Stellung ungleichartiger Seitenglieder an gemeinsamer Axe. Bei den meisten Pflanzen tragen die Sprosse nicht bloß Phyllome, sondern auch Seitenaxen, weil sie verzweigt sind. Dann hat meist die Stellung der letzteren eine Beziehung zu denjenigen der Phyllome. In den weitaus meisten Fällen entspringen die Seitenzweige aus den Blatt-

axeln, d. h. oberhalb der Blattinsertion, in dem spitzen Winkel, den das Blatt mit dem Spross bildet (wie in Fig. 256). Solche Zweige werden Axelsprosse genannt: die Stellung überhaupt wird als axillär, das betreffende Blatt als das Trag- oder Stützblatt des Zweiges bezeichnet. Im unerwachsenen Zustande stellt der Spross eine Knospe dar: seine um diese Zeit vorhandenen Blattbildungen stehen, weil die Axe noch ganz kurz ist, dicht übereinander und umhüllen den Vegetationspunkt. An Stelle des Axelsprosses ist also anfänglich eine Knospe zu finden, welche als Axelknospe bezeichnet wird, zum Unterschied von der End- oder Terminalknospe, mit welcher die Hauptaxe selbst endigt. Es ist selbstverständlich, dass, wenn jedes Blatt eine Axelknospe zur Entwickelung bringt, wie dies an manchen vegetativen Sprossen zumal der Holzpflanzen thatsächlich vorkommt, die Knospen oder Zweige die gleiche Stellung an der Hauptaxe besitzen, wie die Blätter. Häufiger aber ist die Zahl der Zweige geringer als die der Blätter; so ist es besonders bei den Moosen, Gefäßkryptogamen, Cycadeen und Coniferen, auch bei vielen dichtbeblätterten Sprossen von Phanerogamen, wie z. B. Hippuris, Euphorbia, Calluna und vielen anderen. In diesem Falle können die Zweige jedesmal dann entstehen, wenn eine bestimmte Anzahl von Blättern sich gebildet hat oder erst in einer bestimmten Region der Hauptaxe, wie z. B. bei manchen Coniferen, wo dieselben regelmäßig am Ende des jedesmaligen Jahrestriebes angelegt werden, weshalb man das Alter eines Pinus-Stammes nach der Zahl seiner Astquirle bestimmen kann. Gewöhnlich steht nur ein Zweig in einer Blattaxel, und zwar so, dass er in die Mediane seines Tragblattes fällt. Zuweilen befinden sich in einer Blattaxel mehrere Knospen nebeneinander, wie z. B. in den Zwiebeln von Muscari (Fig. 257), oder zu 2—3 über einander, wie an den Sprossen von Lonicera (Fig. 258),



Fig. 256. Scheitelregion eines Hauptsprosses von Dictamnus Fraxinella, von oben gesehen; *s* Scheitel des Hauptsprosses, *bbb* die jungen Blätter, *kk* deren Axelknospen im jüngsten Zustande; die beiden jüngsten Blätter haben noch keine Axelknospen. Nach SACHS.

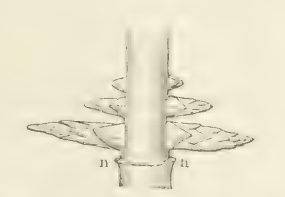
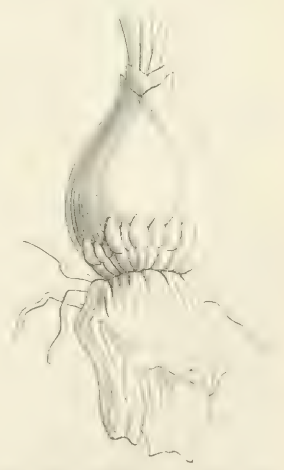


Fig. 258. Zweigstück von Lonicera Xylosteum mit den über den Narben *nn* der abgefallenen Blätter stehenden ungleichgroßen Axelknospen.


Fig. 257. Zwiebel von Muscari botrioides; eine untere Zwiebelschuppe (Blatt) ist zurückgeschlagen, um die zahlreichen in ihrer Axel neben einander stehenden Knospen zu zeigen. Nach SACHS.

in welchem Falle man wohl die über die gewöhnliche eine Knospe überzähligen als Beiknospen bezeichnet. Nicht selten erzeugen dann solche Knospen ungleiche Sprosse; z. B. wird bei Gleditschia der oberste zum Dorn, bei Passiflora zur Ranke, die unteren zu laubtragenden Sprossen, bei Aristolochia etc. die einen zu blühenden, die anderen zu laubtragenden Sprossen. Während die axilläre Stellung der Zweige bei ihrer ersten Anlage meist klar und deutlich ist und in vielen Fällen auch im erwachsenem Zustande so bleibt, kommen doch Fälle vor, wo im späteren Zustande Verschiebungen eingetreten sind, welche jenes Verhältniss nicht mehr erkennen lassen. So entsteht manchmal die Anlage des Axelsprosses gleichzeitig oder sogar etwas früher als die des Tragblattes; die Insertionen beider haben dann eine gemeinsame Basalportion, und wenn beim späteren Wachsen diese sich verlängert, so scheint das Stützblatt am Axillarspross zu sitzen, es stellt gleichsam dessen erstes Blatt dar, oder ist an ihm hinaufgerückt, wie man sich ausdrückt; so z. B. bei Thesium und vielfach anderwärts. Manchmal kann es aus denselben wachsthumsmechanischen Gründen umgekehrt den Eindruck machen, als sei der Axelspross auf die Basis des Tragblattes hinübergerückt, wie in den Blüthenständen von Salix, Populus etc. In ganz analoger Weise erklärt es sich, wenn der Axelspross an dem Hauptspross hinaufgerückt oder mit ihm verwachsen ist, wie man dies wohl auch ausdrückt; es hat sich dann die Querzone des Hauptsprosses, auf welcher der untere Rand der Insertion des Axelsprosses sich befand, durch Streckung ansehnlich verlängert und dadurch den letzteren von seinem Stützblatte entfernt, und es ist ein sogenannter extraaxillärer Spross vorhanden.

Allein die Axillarität ist doch keineswegs allgemeine Regel. Es ist durch sorgfältige entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen festgestellt worden, wie wir in der speciellen Morphologie noch lernen werden, dass z. B. bei den Moosen nach LEITGEB normale Seitensprosse auf dem Rücken oder an der Seite der Blattbasis entstehen können. An den dorsiventralen kriechenden Sprossen der Gefäßkryptogamen und an dem bandförmigen Laub der Lebermoose entspringen die Zweige an den Flanken der Mutteraxe, während die Blätter rückenständig beziehentlich bauchständig sind. Auch unter den Phanerogamen sind Fälle von wirklich extraaxillärem Ursprung der Seitensprosse bekannt.

Ueberhaupt setzt das Auftreten von Zweigen keineswegs immer die Existenz von Tragblättern voraus. Viele Verzweigungssysteme, die den Blüthenständen von Phanerogamen angehören, sind ganz blattlos, wie z. B. bei den meisten Cruciferen (Fig. 259), vielen Papilionaceen, bei Typha (Fig. 253, S. 33), bei den Aroideen etc., wo die Blüthenknospen ohne Tragblätter aus der Hauptaxe hervorsprossen.

Umgekehrt sind aber auch Fälle bekannt, wo Sprosse wirklich aus Phyllomen entspringen. Es gilt dies nicht bloß von den als spätere adventive Bildungen auftretenden Brutknospen, z. B. auf den Blättern von Begonia, sondern auch von den normalen Sprossbildungen an den Blattrandkerben von Bryophyllum calycinum und von den blattbürdigen

kleinen Sprossen, welche an den Blattverzweigungen von Utricularia entspringen, die beide schon im jugendlichen Zustande der betreffenden Blätter angelegt werden.

Für die Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder galt in der Botanik eine Reihe von Decennien die 1835 von SCHIMPER und A. BRAUN begründete sogenannte Blattstellungslehre, welcher die Spiraltheorie zu Grunde lag. Sie nahm an, dass bei allen Pflanzen die Blätter angeordnet seien in spiraliger Stellung mit constanten Divergenzen, deren am häufigsten vorkommende der Reihe $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$ etc. angehören. Man glaubte darin ein allgemeines Naturgesetz gefunden zu haben, dem man insofern noch eine tiefere Bedeutung beilegte, als man darin zugleich ein fundamentales Wachsthumsgesetz im Pflanzenreiche vermuthete, indem man die die Sprossaxe continuirlich umwindende Schraubenlinie als die genetische Spirale bezeichnete, welche den Gang des Wachsthums und der Gestaltungsvorgänge beherrschen sollte. Die durch die Gebrüder BRAVAIS aufgestellte Lehre unterschied sich nur darin, dass sie außer geradreihigen Spiralstellungen, wo Blätter genau über anderen Blättern stehen, auch krummreihige annahm, d. h. solche, wo niemals ein Blatt genau senkrecht über ein anderes zu stehen komme, wo nämlich die Divergenz durch den irrationalen Bruch 137° 30′ 28″ ausgedrückt wird. Die Werthe der oben angeführten Reihe liegen nämlich alle zwischen den beiden ersten Brüchen derselben, sie sind kleiner als $^1/_2$ und größer als $^1/_3$, jeder liegt abwechselnd dem einen und dem anderen näher; und zwar wird der irrationale Theil des Umfanges, um den sie sich hin- und herbewegen, den sie aber bei streng mathematischer Betrachtung niemals erreichen, durch den eben genannten Bruch ausgedrückt. Zwar hat es auch früher nicht an Betrachtungen gefehlt, welche von einer Herrschaft der Spirale ganz abstrahirten und unseren gegenwärtigen weit mehr entsprachen, wie namentlich die von NAUMANN, welcher den Quincunx als das Grundgesetz der Stellung seitlicher Glieder bei den Pflanzen erklärte. Allein bei der allgemeinen Anerkennung, die in jenen Zeiten die Spiraltheorie in der Botanik gefunden hatte, blieben derartige Betrachtungen zunächst unfruchtbar.



Fig. 259. Junge Inflorescenz von Isatis taurica, von oben gesehen; s Scheitel der Hauptaxe, unterhalb desselben sprossen in viergliedrigen Quirlen die Blüthenknospen direct, ohne Stützblätter hervor. Die jüngsten sind noch einfache blattlose Höcker. Nach SACHS.

Die obige Darstellung hat gezeigt, wie irrig es war, in der Spiraltheorie das Grundgesetz aller Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder zu suchen. Auf alle aspiralen Stellungen ist sie einfach unübertragbar. Und bei den Quirlstellungen, wo allerdings Spiralconstructionen möglich waren, sind solche doch willkürlich und jedenfalls ohne Beziehung zur Entwickelungsgeschichte. Die Spiralconstruction erscheint nur da ungezwungen, wo auf einem cylindrischen Gebilde von radiärem Baue eine mäßige Anzahl seitlicher Glieder von gleichgroßen Insertionen sich in die ganze Oberfläche zu theilen hat. Unter dieser Voraussetzung ist aber schon aus rein mathematischen Gründen gar keine andere Anordnung möglich, als diejenige der Spiralstellung mit allen den Eigenheiten, die die alte Blattstellungslehre demonstrirte und die wir oben zur Anschauung gebracht haben. Es wurde schon hervorgehoben, dass, wenn man die absolute Größe des Umfanges der Hauptaxe und die absoluten Größen der unter einander gleichen Insertionen der Seitenglieder als etwas Gegebenes annimmt, sich daraus ohne Weiteres das durch einen bestimmten Divergenzbruch ausdrückbare Stellungsverhältniss ergiebt, sobald eben die einzelnen Glieder im Anschluss an einander sich in die ganze gegebene Oberfläche der Hauptaxe theilen sollen, wie es ja eben auch durch Aufheften von Münzen, runden Papierscheibchen oder dergl. auf einer Cylinderfläche sich nothwendig dem Auge darbietet. Das Einzige, was dabei noch als Ausfluss eines inneren Gestaltungsplanes übrig bleibt, ist also eben

nur der Umstand, dass sich die seitlichen Glieder über die ganze Oberfläche des jungen Axengebildes vertheilen, dass kein Punkt des letzteren freigelassen wird. Das ist aber eine sehr allgemeine Eigenschaft der radiär gebauten Pflanzentheile, die in den betreffenden Fällen auch als eine zweckmäßige Einrichtung verständlich wird, indem es darauf ankommt, dass die seitlichen Organe in möglichst gleicher Vertheilung und oft auch in möglichst großer Zahl an ihrem Mutterorgane Platz finden. Diesen Erwägungen gegenüber fällt also auch jede tiefere Bedeutung der sogenannten genetischen Spirale für den Gestaltungsprocess der Pflanze hinweg.

Die mystische Betrachtungsweise der alten Blattstellungslehre hat daher allmählich der exacten Fragestellung Platz gemacht, welche Umstände es in jedem einzelnen Falle bedingen, dass ein neues Glied gerade hier und nicht anderswo entsteht. Freilich können wir uns noch nicht für jeden Einzelfall eine genaue und befriedigende Rechenschaft geben. Es mögen aber hier die wichtigsten bekannteren Momente, welche in diesem Sinne zu beachten sind, hervorgehoben werden.



Fig. 260. Scheitelansicht der Spitze eines Moosstengels (Catharinea undulata) mit den Durchschnitten der sie umgebenden jüngsten Blätter (Blatt 3 ist unvollständig ausgebildet worden), in der Mitte die dreiseitige Scheitelzelle. Die Blätter stehen nicht in drei geraden Zeilen, weil die Theilungswände, durch welche die Segmentzellen entstehen, den Seiten der Scheitelzelle nicht genau parallel stehen, sondern an dem einen Rande etwas weiter vorgreifen, so dass Blatt 12 nicht genau über 9, 11 nicht genau über 8 steht etc. 200fach vergrößert. Nach Hofmeister.

1. Die Stellungen seitlicher Glieder können durch schon gegebene organische Vorgänge oder Verhältnisse der Hauptaxe bedingt sein. So ist bei den Moosen und Gefäßkryptogamen die Stellung der Blätter eine nothwendige Folge der Art, wie die Scheitelzelle des Cauloms sich theilt (I., S. 116). Bei den Moosen wird nämlich aus jeder Segmentzelle, die sich von der Scheitelzelle abtheilt, ein Batt. Stehen diese Theilungswände abwechselnd einander gegenüber, so haben die Blätter die $^1/_2$-Stellung; wo sie nach drei Richtungen sich bilden, ergiebt sich die $^1/_3$-Stellung; wo sie aber den Seiten der dreiseitigen Scheitelzelle nicht genau parallel, sondern schief stehen, so dass sie immer an dem einen Rand breiter sind und weiter vorgreifen als an dem anderen, so kommen höhere Divergenzbrüche in der Blattstellung zustande (vergl. Fig. 260). Bei den bilateralen kriechenden Stengeln der Moose und Gefäßkryptogamen ist die aspirale, einseitig der Rücken- oder Bauchseite angehörige Blattstellung eine Folge der bilateralen Organisation überhaupt und auch oft schon durch den Theilungsmodus der Scheitelzelle bedingt, indem z. B. bei Marsilia die letztere in drei Reihen von Segmenten sich theilt, aber nur aus den beiden Segmentreihen, welche der Oberseite des Stengels angehören, die in zwei Reihen daselbst angeordneten Blätter hervorgehen, während aus der an der Unterseite liegenden Segmentreihe keine Blätter, sondern die Wurzeln erzeugt werden. — Die Stellung der Seitenwurzeln an den Hauptwurzeln in zwei, drei oder mehr geraden Reihen (Fig. 261, S. 39) hängt von der Zahl der Fibrovasalstränge der Hauptwurzel ab, denn die Entstehungsorte der Seitenwurzeln sind hier an die Außenseite der Fibrovasalstränge gebunden, wie aus dem nächsten Paragraph ersichtlich ist. Auch wenn an Stengeln Wurzeln gebildet werden, so ist ihre Stellung oft durch die gegebenen Gestalts- und Structurverhältnisse bestimmt. Dem vorhin erwähnten Beispiel von Marsilia mögen hier

noch einige Fälle von Phanerogamen hinzugefügt werden. Hier besteht die ausgesprochene Neigung, Wurzeln nur an den Knoten oder unmittelbar über oder unter denselben zu erzeugen, d. h. an denjenigen Querzonen des Stengels, an welchen Blätter stehen. Dies tritt besonders deutlich dann hervor, wenn die Stengel langgestreckte Internodien besitzen, die dann meist wurzellos sind. Die büschelförmig an den Knoten der Monocotylen-Stengel stehenden Wurzeln sind hier ebenfalls zu nennen. Sind die Blätter quirlständig, so entspringen die Wurzeln meist genau in der Mitte der Zwischenräume zwischen je zwei Blättern. Unsere Fig. 262 zeigt dies von dem mit quirlständigen Blättern versehenen Stengel von Galium. Bei Circaea, welche descussirt-gegenständige Blätter hat, kreuzen sich mit den vier Blattzeilen eben so viel Reihen von Nebenwurzeln, welche genau in die Mitte der Zwischenräume zwischen je zwei Blättern fallen. Bei Sagina, wo dieselbe Blattstellung herrscht, entstehen am Knoten im Kreuz mit den beiden Blättern an jeder Seite je zwei neben einander stehende Wurzeln (Fig. 263, S. 40); oft ist es nur die eine der beiden Seiten, nämlich die nach unten gekehrte des kriechenden Stengels, welche diese zwei Wurzeln treibt. Seltener entspringen Wurzeln regelmäßig in den Blattaxeln, wie bei Pyrola, Dentaria, Sedum, Campanula, Cardamine amara. Auch die Stellungsverhältnisse von Wurzeln an Stengeln stehen in Beziehung zur Lage der Fibrovasalstränge, indem dieselben vor denjenigen Strängen entspringen, welche zwischen den austretenden Blattspuren verlaufen (Fig. 263 *B*, S. 40).

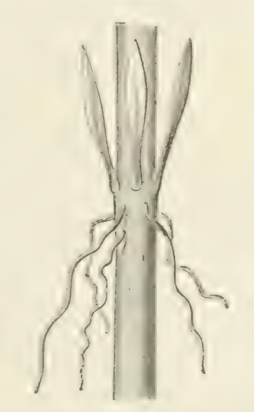


Fig. 262. Regelmäßige Stellung der Nebenwurzeln am Stengel von Galium palustre, in der Mitte der Zwischenräume der Blätter des Quirles, unterhalb desselben.

2. Die Stellung seitlicher Glieder wird oft durch die gegebenen Raumverhältnisse an der Oberfläche der Hauptaxe bedingt. Wie schon oben wiederholt hervorgehoben wurde, ist der Umstand, dass die ganze gegebene Oberfläche einer Axe mit Anlagen seitlicher Glieder voll bedeckt wird,

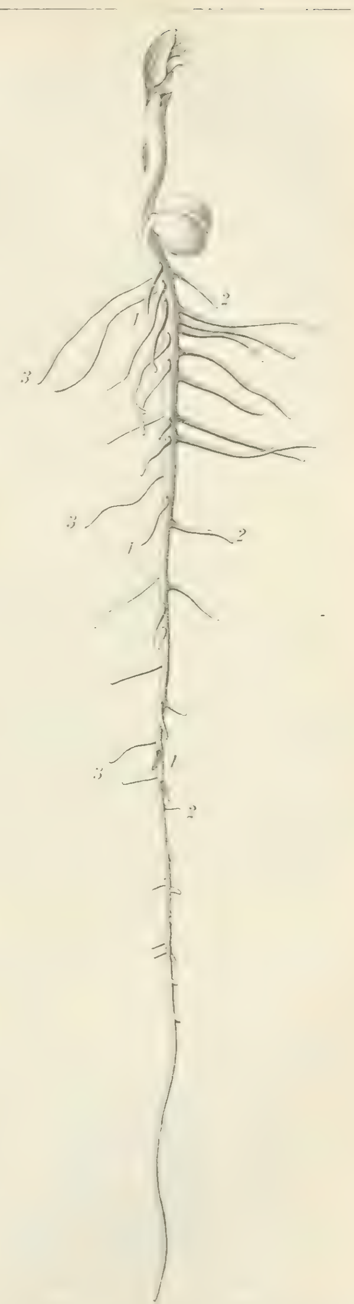


Fig. 261. Keimpflanze der Erbse. An der vertical abwärts gewachsenen Hauptwurzel stehen die Seitenwurzeln in drei geraden Reihen, welche gleichweit, also um $1/3$ des Wurzelumfanges von einander abstehen. Die drei Reihen sind durch Zahlen bezeichnet.

der mathematische Grund, warum sich gewisse Stellungsverhältnisse mit Nothwendigkeit ergeben. Wenn der durch die obige Fig. 253, S. 33 am Kolben von Typha erläuterte Fall vorliegt, dass die in ungeheurer Anzahl vorhandenen, aber relativ sehr kleinen Anlagen der Seitenglieder raumlich und zeitlich ohne jede Ordnung entstehen, so lange bis alle vorhandenen Punkte mit Seitengliedern besetzt sind, so werden die letzteren schließlich thatsächlich ohne jede auffindbare Ordnung stehen.

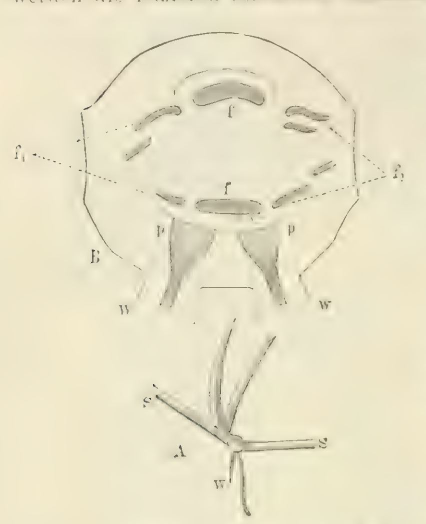


Fig. 263. *A* Stellung der Nebenwurzeln *w* am Stengel *ss* von Sagina procumbens, am Knoten genau in dem Zwischenraume der beiden gegenständigen Blätter. *B* zeigt diese Stelle im Querschnitt; $f_1 f_1$ die nach den beiden (hier abgeschnittenen) Blättern gehenden Fibrovasalstränge; *ff* der im Stengel verbleibende Theil des Gefäßbündelringes; *ww* die beiden Wurzeln, welche mit ihren Fibrovasalsträngen *pp* in dem Zwischenraume zwischen den beiden Blattinsertionen entspringen.

In den meisten Fällen aber werden die Seitenglieder an dem an seiner Spitze fortwachsenden Scheitel eines Stengels angelegt. Sie kommen hier auch in der Regel in dichtem Anschlusse an einander zum Vorschein, aber in nach oben fortschreitender Folge, so dass die neuen Anlagen sich immer in den von den vorausgehenden frei gelassenen Raum einfügen müssen. In dieser Hinsicht hat Hofmeister zuerst den Satz aufgestellt, dass die neuen seitlichen Sprossungen über der Mitte der weitesten Lücke entstehen, welche die Insertionen der nächst benachbarten älteren Glieder zwischen sich am Umfange übrig lassen. Am besten wird man sich das durch Betrachtung einiger Vegetationspunkte klar machen, welche wir in unsern Figuren 233 *C*, S. 17; 264 und 265 dargestellt haben. Es folgt nun unter solchen Umständen nothwendig, dass die seitlichen Glieder die oben betrachteten mathematischen Anordnungen einnehmen müssen, und dass in jedem Falle das Stellungsverhältniss direct abhängen muss von der Größe des gegebenen Umfanges des Stengelscheitels und von der Form und Größe der Insertionen, die darauf Platz finden sollen. So werden also durch diese räumlichen Verhältnisse bei der Entstehung die Stellungsverhältnisse selbst leicht erklärlich, und so müssen natürlich die seitlichen Glieder auch an dem erwachsenen Stengel, obgleich sie in



Fig. 264. Vegetationspunkt des Stengels von Melilotus alba, von oben gesehen. In der Mitte der Stengelscheitel, wo das jüngste Blatt *1* als breiter Wulst angelegt ist. Dann folgen die nächst älteren Blätter *2* etc. bis *5*, wobei *3n*, *4n*, *5n* die zu den Blättern gehörigen Nebenblätter bedeuten.

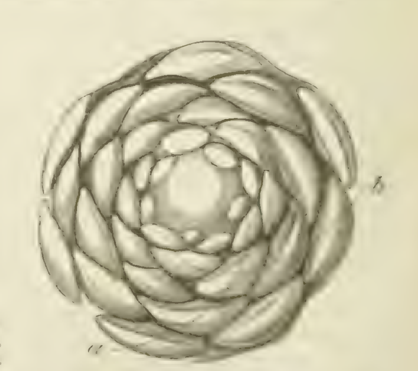


Fig. 265. Vegetationspunkt einer Knospe der Edeltanne von oben gesehen. Nach Sachs.

Folge der Streckung des letzteren in longitudinaler Richtung weit von einander weggerückt sind, ihre regelmäßig spiralige Stellung noch immer beibehalten. Freilich wäre es zu weit gegangen, wenn man nun glauben wollte, dass jede regelmäßige Anordnung der Anlagen seitlicher Glieder aus den soeben erörterten räumlich mechanischen Momenten allein erklärt werden könne. Es kommen Stengelscheitel vor, an denen die neuen Anlagen vollkommen frei ohne Berührung mit älteren Anlagen stets genau an ihrem Orte hervorsprossen und wo auch von den noch zu besprechenden Druckwirkungen, welche den Anlageort eines neuen Seitengliedes beeinflussen können, nichts zu erkennen ist. Eben so wenig lassen sich auf diesem Wege die Uebergänge aus einer Stellung in eine ganz andere, wie sie namentlich in den Blüthen in so großer Mannigfaltigkeit und doch immer mit regelmäßiger Constanz in die Erscheinung treten, befriedigend erklären. Wir können uns hier des Eindruckes nicht erwehren, dass dabei innere Bildungsthätigkeiten der Axe, welche die betreffenden Seitenglieder erzeugt, in Spiele sind, obschon wir weder Zelltheilungsprocesse in den Meristemzellen des Axenscheitels, etwa nach Art der Beeinflussung der Blattstellung durch die Theilungsweise einer Scheitelzelle, noch auch innere Structurverhältnisse der jungen Axe, etwa nach Art der Beeinflussung durch die Orientirung von Gefäßbündeln oder Procambiumsträngen hier als das zu suchende Primäre nachweisen können.

3. Stellungsänderung seitlicher Glieder in Folge einer Drehung des Hauptgliedes um seine Axe. Nicht selten ist mit dem Wachsen eines Stengels eine Drehung desselben um seine Axe verbunden. Es ist selbstverständlich, dass dabei die Orthostichen zu Spiralen werden müssen, die Stellung also in eine solche mit höherem Divergenzbruch übergehen muss. Das auffallendste Beispiel liefert der Stamm von Pandanus: in der Knospe stehen die Blätter in drei vollkommen geraden Reihen nach $^1/_3$; mit zunehmender Entwickelung des Stammes erleidet dieser aber eine so starke Torsion, dass die drei Orthostichen in drei stark gewundene schraubige Reihen übergehen.

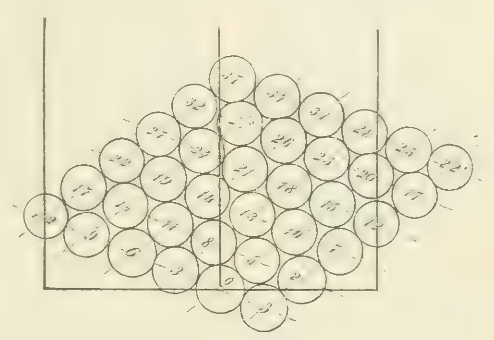


Fig. 266. Schematische Darstellung der Verschiebung der seitlichen Organe durch senkrechten Druck, zeigt die dadurch veränderte Stellung von Fig. 250. Nach Schwendener.

4. Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Wie Schwendener gezeigt hat, müssen aus rein mechanischen Gründen die Stellungen seitlicher Glieder sich ändern, sobald ein Druck auf dieselben ausgeübt wird, dem sie ausweichen können. Ein solcher Druck kann nun aber thatsächlich beim Wachsen entstehen, und zwar entweder in der Längsrichtung oder in der Querrichtung der Hauptaxe. Der erstere Fall wird eintreten, wenn die Hauptaxe nicht in die Länge, sondern nur in die Dicke wächst. Dann werden die sich berührenden seitlichen Organe bei ihrem Bestreben, an Umfang zuzunehmen, auf Widerstand in der Längsrichtung stoßen, aber nicht oder in geringerem Grade in der Querrichtung. Die Folge ist, dass durch den longitudinalen Druck die Insertionen seitlich verschoben werden. Am leichtesten wird man sich dies klar machen durch Betrachtung der Fig. 266; sie zeigt die Veränderung, welche die in Fig. 250 (S. 29) versinnlichte Stellung bei senkrechtem Druck an der der Voraussetzung entsprechend breiter gewordenen Hauptaxe erleiden muss: der durch die Dreier- und Fünferzeilen gebildete Dachstuhl, der in Fig. 250 ein rechter Winkel war, ist jetzt stumpfwinklig geworden, und die Insertionen 21, 29, 37, welche vorher links von der durch 0 gehenden Orthostiche lagen, befinden sich jetzt rechts davon, d. h. diese

Insertionen sind bei der Verschiebung nach einander in jene Orthostiche zu liegen gekommen, und die Stellung, welche anfangs $^{13}/_{34}$ war, wurde successiv durch jene Zahlen bezeichnet. Denken wir uns die Wirkung noch weiter fortgesetzt, so rucken durch den longitudinalen Druck die Insertionen der Dreierzeilen aus einander: die Fünferzeile hat dann in der Achterzeile ihre Gegenstrebe, beide bilden einen Dachstuhl, dessen anfangs spitzer Winkel bei der Senkung endlich zu einem rechten wird. Bei diesem Spiel des Dachstuhles findet die Verschiebung der Insertionen nach links statt, und alle jene rechts gerückten Insertionen passiren abermals die Orthostiche von 0. So wiederholt sich das Spiel so lange, als der longitudinale Druck dauert.

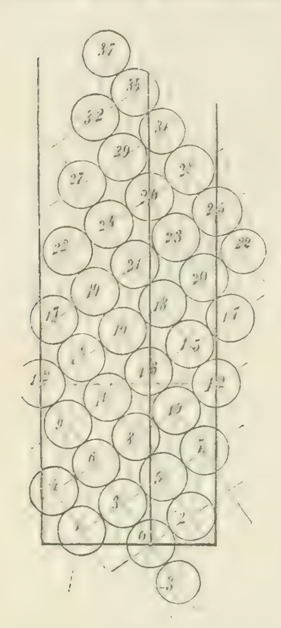


Fig. 267. Verschiebung der seitlichen Organe durch Druck in der Querrichtung. Es ist die dadurch veränderte Stellung von Fig. 250. Nach SCHWENDENER.

Der zweite Fall, dass die Insertionen durch einen Druck in der Querrichtung verschoben werden, muss eintreten, wenn die Hauptaxe in die Länge, aber nicht in die Dicke wächst, also den seitlichen Organen eine Verschiebung in der Längsrichtung gestattet. Es wird dann offenbar das rückwärts gehende Spiel anheben, wodurch wir wieder zu der $^{13}/_{34}$-Stellung in Fig. 250 zurück gelangen, und diese geht dann in die $^{5}/_{13}$-Stellung über, wie aus der Betrachtung der Fig. 267 ersichtlich ist, wo die Zweier- und Dreierzeilen sich combinirt haben. Geht es in diesem Sinne noch weiter, so erhalten wir eine Combination von Zweierzeile und Grundspirale, endlich eine solche von Grundspirale und einer gleichgeneigten Gegenspirale, d. h. die $^{1}/_{2}$-Stellung. Wir sehen daraus, dass jede beliebige Spiralstellung in Folge eines fortdauernden longitudinalen Druckes mit mathematischer Nothwendigkeit zu immer höheren Divergenzen der Reihe $^{1}/_{2}$, $^{1}/_{3}$, $^{2}/_{5}$, $^{3}/_{8}$ etc. führen muss, und dass das Gleiche auch bezüglich jeder anderen Reihe gilt.

5. Verschiebung seitlicher Organe durch allmähliche Abnahme ihrer Querschnittsgröße.

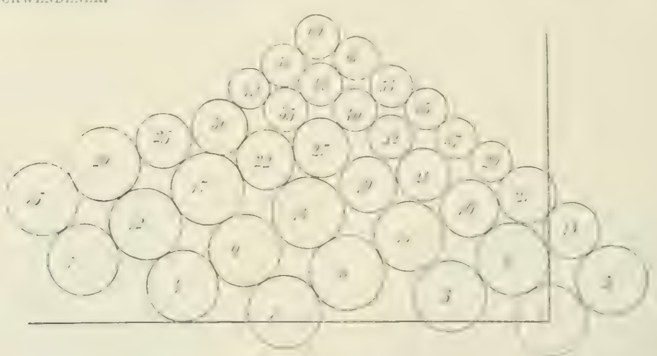


Fig. 268. Schematische Darstellung der Verschiebung der seitlichen Organe durch Abnahme ihrer Querschnittsgröße. Die Insertionen sind durch verschieden große numerirte Kreise dargestellt und verschieben sich, sobald ihre Größe abnimmt und sie dabei im Contacte bleiben. Nach SCHWENDENER.

Auch diese Vorgänge sind von SCHWENDENER wissenschaftlich begründet worden. Unter der Voraussetzung, dass immer wenigstens zwei sich kreuzende Parastichen Contactlinien sind, die einen Dachstuhl bilden, müssen die seitlichen Glieder, wenn sie bei Gleichbleiben des Umfanges der Hauptaxe in kleineren Querschnittsgrößen

gebildet werden, sich anders ordnen. Das Gleiche ist die Folge, wenn der Umfang der Hauptaxe sich vergrößert bei gleichbleibender Querschnittsgröße der seitlichen Glieder. Da es nur auf die relativen Werthe ankommt, so ist es für die Betrachtung gleichgültig, auf welche Weise diese Aenderung im Verhältniss der Seitenglieder zum Umfange der Hauptaxe eintritt; und so wird Fig. 268, S. 42 das Nöthigste veranschaulichen. Wir sehen, dass in der Gegend, wo die Seitenglieder mit größerer Querschnittsfläche stehen, die Insertionen der Fünfer- und Achterzeilen die Contactlinien bilden, während dort, wo die kleineren Seitenglieder sich befinden, der Contact durch die Insertionen der Achter- und Dreizehnerzeile hergestellt und somit die Stellung verändert wird.

6. Beeinflussung der Stellung seitlicher Organe durch äußere Kräfte. Wir kennen Fälle, wo für den Ort der Entstehung seitlicher Glieder der jeweilige Einfluss äußerer Factoren maßgebend ist. Es kann von der Stellung eines Cauloms zur Richtung der Schwerkraft oder des Lichtes abhängen, an welcher Seite es gewisse seitliche Glieder, z. B. Wurzeln bildet. Auch die chemische Beschaffenheit des Substrates kann dabei einen Einfluss geltend machen. Wir haben die hierher gehörigen Erscheinungen bereits in der Physiologie § 51 besprochen.

Literatur. Schimper, Beschreibung des Symphytum Zeyheri. Heidelberg 1835. — A. Braun, Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen. Abhandl. der Leopold.-Carolin. Akad. XIV. — Ueber die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung. Flora 1835. — Bravais, Ann. des sc. nat. 1837. T. VII. — Naumann, Ueber den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung. Dresden und Leipzig 1845. — Röper, Linnaea 1827. pag. 84. — Wichura, Flora 1844. pag. 161. — Sendtner, Flora 1847. pag. 201, 217. — Brongniart, Flora 1849. pag. 25. — Irmisch, Daselbst 1851. pag. 81, 497. — Hanstein, Daselbst 1857. pag. 407. — Buchenau, Daselbst 1860. pag. 448. — Stenzel, Daselbst. pag. 45. — Wydler, Linnaea 1843. pag. 153 und Flora 1844. 1850—63. — Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig 1867. pag. 599. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. § 7, 8 u. 9. — Kaufmann, Botan. Zeitg. 1869. pag. 886. — G. Kraus, Sitzungsber. d. medic.-phys. Societät in Erlangen. 5. Dec. 1870. — Warming, Recherches sur la ramification des Phanérogames. Kopenhagen 1872. — Schwendener, Ueber die Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck und über die Stellungsänderung seitlicher Organe in Folge der allmählichen Abnahme ihrer Querschnittsgröße. Basel 1875. — Mechanische Theorie der Blattstellung. Leipzig 1878. — Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1883. XXXII. pag. 741. — Leitgeb, Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1868 und 1869. — Botan. Zeitg. 1871. Nr. 34. — C. de Candolle, Considérations sur l'étude de la Phyllotaxie. Genf 1881. — Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg II. pag. 353. — Clos, Des racines caulinaires. Mém. de l'acad. Toulouse 8. sér. V. 1885. pag. 222. Außerdem die Literatur S. 53.

§ 111. Ursprung der Glieder des Pflanzenkörpers.

Da die verschiedenen Glieder der Pflanze eins aus dem andern entspringen, so interessirt außer ihren Stellungsverhältnissen auch ihre Entstehungsweise selbst. Wir wollen daher hier dasjenige zusammenstellen, was sich allgemeines sagen lässt über die Erscheinungen, welche zu beobachten sind, wenn an einem Pflanzentheil ein neuer zum Vorschein kommt.

Gewöhnlich entstehen neue seitliche Glieder aus dem embryonalen Gewebe schon vorhandener Vegetationspunkte (I., S. 114), also am Scheitel der Caulome und Rhizome, und treten daher auch am Scheitel oder nicht weit hinter demselben in die Erscheinung. Auf diese Weise wird der Grund zu der ganzen normalen Architectur einer Pflanze gelegt; die normale

Verzweigung der Caulome und Rhizome, sowie die Phyllome und ihre etwaigen Verzweigungen folgen dieser Regel. Es kommt aber auch vor, dass neue Wurzeln oder Sprosse an Pflanzentheilen entstehen, die bereits erwachsen sind und deren Gewebe sich vollständig differenzirt haben. Man kann solche Glieder als *adventive* Bildungen bezeichnen, weil sie gewissermaßen etwas später Hinzugekommenes darstellen. Solche **Adventivsprosse** beziehentlich **Adventivknospen** treten auf an älteren Wurzeln von Ophioglossum, Epipactis, Monotropa, Pyrola, Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Scabiosa ochroleuca etc., sowie mancher Bäume wie Populus, Pyrus, Robinia, Ailanthus etc., ferner an alten Stämmen von Holzpflanzen, z. B. in Menge an den Ueberwallungswülsten, die sich an Stämmen, welche über der Wurzel abgeschnitten sind, bilden, endlich auch an den Rippen erwachsener Blätter, wie bei Cardamine, Nasturtium, Begonia, Drosera, Peperomia, Atherurus, Amorphophallus und anderen Araceen, und dienen hier überall zur Verjüngung, oder geradezu als Brutknospen zur Vermehrung der Pflanze.

Der Ursprung der seitlichen Glieder ist entweder *exogen* oder *endogen*. Sowohl wenn Pflanzentheile sich verzweigen, als auch wenn heterogene Glieder aus einander entspringen, kann dies nach der einen oder nach der anderen Art geschehen. Von exogenem Ursprung reden wir dann, wenn das seitliche Glied an der eigentlichen Oberfläche des Hauptgliedes entsteht, d. h. wenn die die Oberfläche bildende Zellwand, beziehentlich die Epidermis oder auch mehrere äußere Gewebeschichten zusammen auswachsen und dadurch den Anfang des seitlichen Gliedes darstellen, von endogenem aber dann, wenn das Glied bei seiner ersten Anlage von einer an der Neubildung nicht betheiligten Gewebeschicht des erzeugenden Gliedes bedeckt ist und diese später durchbricht.

Exogen sind alle Verzweigungen und sonstigen seitlichen Glieder bei den Algen (ausgenommen einige Florideen), bei den Hyphen der Pilze, und an den Caulomen der Moose (mit Ausnahme gewisser endogener Sprosse bei manchen Lebermoosen); ferner ausnahmslos die Phyllome der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, desgleichen die normalen Verzweigungen der Caulome bei den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, sogar einige adventive Caulombildungen, endlich auch die Trichome und Emergenzen (S. 13).

Endogen sind die vollkommneren, cellulär gebauten Wurzeln, wie sie für die Gefäßkryptogamen und Phanerogamen charakteristisch sind, gleichgültig ob sie aus Wurzel- oder aus Stengelgebilden ihren Ursprung nehmen, sowie die allermeisten adventiven Caulombildungen, die aus älteren Theilen vorwiegend bei Phanerogamen hervorbrechen. Auch werden die Seitensprosse mancher Florideen und gewisse Sprosse einiger Lebermoose unter der äußersten Zellschicht des Stammes angelegt und drängen sich dann zwischen den peripherischen Zellen hindurch nach außen.

Es ist hier nicht der Ort, die Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Glieder des Pflanzenkörpers in den einzelnen Abtheilungen des Gewächsreiches zu verfolgen, weil dies in der speciellen Morphologie geschehen wird. Hier sollen nur die im Vorstehenden [illegible] allgemeinen Begriffe und Verhältnisse an einigen [illegible]

Beispielen erläutert werden. Zudem fehlt es auch für manche Fälle noch an genaueren Untersuchungen.

I. Exogene Glieder.

1. Den einfachsten Fall einer exogenen Entstehung seitlicher Glieder bieten die nicht cellulären Pflanzen, denen sich in dieser Beziehung auch diejenigen anschließen, deren Körper aus einer einfachen Reihe von Zellen besteht, wie es besonders unter den Algen zu finden ist. Wenn wir als ein Beispiel für jene die obigen Figuren 228, S. 5 und 234, S. 19, und als eins für diese die untenstehende Fig. 269 betrachten, so ist klar, dass die Aussprossung aller seitlicher Glieder, mögen sie nun den Charakter von Caulom, Phyllom oder Rhizom haben, dadurch geschieht, dass die den Pflanzenkörper nach außen begrenzende Zellwand in Folge eines an einem bestimmten Punkte energischer werdenden Wachsthums sich nach außen stülpt und als seitlicher Auswuchs in die Erscheinung tritt.



Fig. 269. Stück eines Moosprothalliums. Einfachster Fall exogener Entstehung von Pflanzengliedern an nicht cellulären und aus einer einfachen Zellreihe bestehenden Pflanzentheilen; *1—4* Zweige des Fadens nach ihrer Altersfolge; der jüngste *4* zeigt die Entstehung durch Ausstülpung der Zellhaut des Fadens nach außen. Der Zweig *1* wird zu einem Rhizoid, indem seine Zellen chlorophylllos werden und schiefe Scheidewände bekommen, die andern werden wieder zu chlorophyllhaltigen Prothalliumfäden.

2. Um wesentlich denselben Vorgang handelt es sich auch, wenn bei cellulär gebauten Pflanzentheilen seitliche Glieder exogen entstehen, indem hier die oberflächliche Zellschicht, insbesondere die Epidermis, beziehentlich das Dermatogen, welche die den Körper nach außen begrenzenden Zellwände bilden, entweder allein oder zugleich mit mehreren der darunter liegenden äußeren Gewebeschichten die Neubildung vermitteln. Folgendes sind die hierher gehörigen Fälle.

a. Die Phyllome an allen cellulären Caulomen. Es ist eine allgemeine Regel, dass die Blätter immer unter dem fortwachsenden Scheitel des Stammes als seitliche Auswüchse desselben entstehen, und zwar im allgemeinen in acropetaler Folge, entsprechend dem Fortwachsen des Stammes am Scheitel, d. h. so, dass jedes dem Scheitel nähere Blatt auch jünger ist als jedes entferntere. Nur bei den Blüthen mancher Phanerogamen kommt es vor, dass, wenn das Längenwachsthum am Scheitel nachlässt und zugleich ein lebhaftes Wachsthum an einer Stelle unterhalb des Scheitels fortdauert, daselbst neue Blattanlagen zwischen oder unterhalb schon vorhandener Blätter eingeschaltet oder intercalar gebildet werden; jedoch findet auch dieses immer nur in dem Jugendzustande statt, wo die ganze Blüthe noch aus embryonalem Gewebe besteht. Es ist nämlich ein Satz von ausnahmsloser Gültigkeit, dass die Blätter aus dem Meristem des Vegetationspunktes, also aus embryonalem Gewebe entstehen, niemals aus solchen Stellen des Cauloms, die bereits aus Dauergeweben bestehen.

Bei den Kryptogamen (außer den Lycopodiaceen), wo der Vegetationspunkt des Cauloms gewöhnlich mittelst einer Scheitelzelle (I., S. 116) wächst, wird die Blattanlage von einer oberflächlichen Zelle des Stengelscheitels erzeugt, welche sich nun als Scheitelzelle des Blattes darstellt, d. h. durch ihre Segmentirung sämmtliche Zellen liefert, aus denen sich das Blatt aufbaut (vergl. Fig. 270).

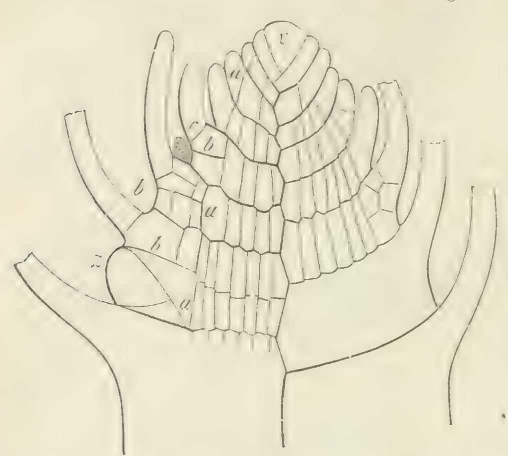


Fig. 270. Längsschnitt durch die Stengelspitze von Fontinalis antipyretica, einem Laubmoose; v Scheitelzelle des Sprosses; darunter ihre Segmentzellen; jedes Segment zerfällt durch die Theilung a in eine innere und eine äußere Zelle; letztere erzeugt außer der Stammrinde ein Blatt, wie bei c zu sehen ist. Bei z entsteht aus einer äußeren Zelle des Stengels eine Scheitelzelle, die später zu einem neuen Spross auswächst. Nach Leitgeb.

Bei den Phanerogamen, denen sich darin die Lycopodiaceen anschließen, ist der Stengelscheitel ein vielzelliger, aus embryonalem Gewebe ohne unterscheidbare Scheitelzelle bestehender mehr oder weniger kegelförmiger Körper. An diesem beginnt die Blattanlage nicht mit einer Scheitelzelle, sondern als ein rundlicher Höcker oder breiter Wulst, der selbst bei der ersten Anlage schon aus zahlreichen kleinen theilungsfähigen Zellen, also ebenfalls aus embryonalem Gewebe besteht. Hierbei sind es nicht bloß oberflächliche Zellen des Stengelscheitels, welche die Blattprotuberanz erzeugen; denn es betheiligen sich an ihrer Bildung außer dem Dermatogen auch die äußeren Schichten des Periblems: die Blattanlage besteht also aus einer Wucherung des Periblems, überzogen von Dermatogen (vergl. Fig. 271). Damit ist aber zugleich ausgesprochen, dass von vornherein eine Continuität der Gewebe zwischen dem Blatte und dem Stamm besteht, die im fertig entwickelten Zustande besonders auffallend wird: die Rindenschichten des Stammes biegen ohne Unterbrechung in das Blatt hinaus und bilden dessen Grundgewebe; ebenso continuirlich setzt sich die Epidermis vom Stamme aus auf die Blätter fort, und die Fibrovasalstränge des Blattes sind Fortsetzungen derjenigen des Cauloms. Diese Gewebecontinuität zwischen Stamm und Blatt wird also dadurch bedingt, dass die Blattanlagen ebenso aus embryonalem Gewebe bestehen, wie der Stammscheitel, an welchem sie entstehen, und dass ebenso wie beim Stamme, so auch beim jungen Blatte mit zunehmendem Alter das embryonale Gewebe in jene Dauergewebe sich differenzirt.

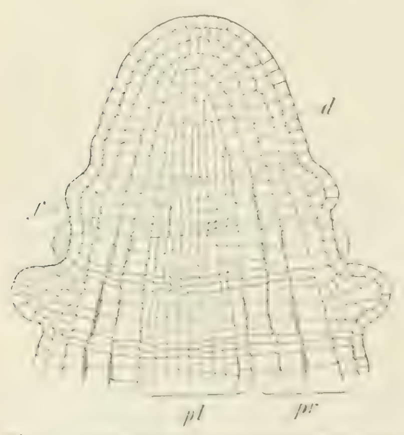


Fig. 271. Stengelscheitel von Hippuris vulgaris im Längsschnitt; pl Plerom, pr Periblem, d Dermatogen. Die Blätter, deren Anlagen bei f beginnen, erweisen sich gemäß der hier sichtbaren Gewebecontinuität als Wucherungen des Periblems des Stengels, überzogen von dem Dermatogen. Nach Strasburger.

b. Die normalen Verzweigungen aller Caulome. Wie die Blätter, so entstehen auch die normalen Verzweigungen der Sprosse unter dem fortwachsenden Scheitel derselben und im allgemeinen in acropetaler Folge. Bei den Kryptogamen ist

es gewöhnlich wieder eine oberflächliche Zelle des Scheitels der Hauptaxe, welche sich zur Scheitelzelle des Zweiges constituirt (vergl Fig. 270). Bei den Lycopodiaceen und Phanerogamen dagegen entsteht der Zweig ebenso wie hier das Blatt als eine Protuberanz des Axenscheitels, der ebenfalls aus embryonalem Gewebe besteht mit der gleichen Gewebecontinuität, wie wir es vom Blatte kennen gelernt haben. Hierbei ist es offenbar gleichgültig, ob der Zweig durch Dichotomie, wie sie oben S. 22 erläutert worden ist oder in der gewöhnlichen Weise monopodial entsteht. Im letzteren Falle hat der Zweig in der Regel axilläre Stellung (S. 35), und gewöhnlich entsteht dann die Protuberanz, welche sein erstes Auftreten ankündigt, gleichzeitig mit oder unmittelbar nach dem ersten Sichtbarwerden der Blattprotuberanz, in deren Axel der Zweig steht (Fig. 272). Nicht immer wächst der Zweiganfang so rasch heran, wie sein Tragblatt, gewöhnlich bleibt er vielmehr lange Zeit auf dem Zustande eines kleinen aus embryonalem Gewebe bestehenden Höckers stehen, selbst wenn sein Tragblatt schon völlig erwachsen ist, und erst zu späterer Zeit entwickelt er sich zu einer auffallenderen Knospe oder einem Spross. Dabei kann es sogar vorkommen, dass diese kleinen seitlichen Vegetationspunkte anfangs durch eine Wucherung des umgebenden Gewebes des Stammes oder der Blattbasis mehr oder weniger eingehüllt und bedeckt werden. Manche Laubhölzer, wie z. B. Gleditschia, Virgilia, Robinia, Philadelphus, Symphoricarpus zeigen dies mehr oder weniger ausgeprägt. In solchem Falle müssen natürlich die seitlichen Vegetationspunkte später beim Auswachsen die bedeckenden Gewebe durchbrechen, und solche Sprossanlagen sind daher scheinbar endogen. Der ausgeprägteste Fall dieser Art, den man früher auch wirklich für eine endogene Bildung normaler Seitensprosse am Scheitel eines Stammes und somit als eine ganz unvermittelt dastehende Ausnahme betrachtete, sind die Verzweigungen des Stammes der Equisetaceen, die scheinbar innerhalb des Gewebes des Muttersprosses entstehen, die Blattscheiden durchbrechen und an der Basis der Außenseite derselben hervorkommen. Nach Janczewski gehen aber die allerjüngsten Anlagen der seitlichen Vegetationspunkte auch hier aus oberflächlichen Gewebeschichten des erzeugenden Stammscheitels hervor, werden allerdings später von dem Gewebe der Hauptsprosse vollständig eingehüllt.

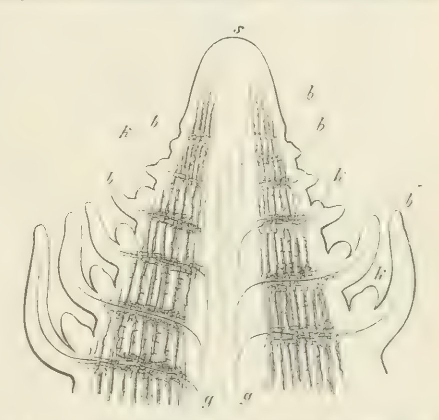


Fig 272. Langsschnitt der Stengelspitze von Hippuris vulgaris, zeigt die Entstehung der Zweige k als kleine Hocker in der Axel der ebenfalls als Hocker sichtbar werdenden jungen Blattanlagen *b*; *s* der Stengelscheitel; alle Verzweigungen entstehen in acropetaler Folge, die untern größeren sind die älteren; *gg* die ersten Gefäße. Nach Sachs.

Die Succession der Verzweigungen der Caulome ist nicht immer acropetal. Die Aeste der Alge Ectocarpus haben einen basalen Vegetationspunkt, und darum erzeugen sie auch ihre Auszweigungen in basipetaler Folge, die untersten sind die jüngsten. Bei manchen Inflorescenzen der Phanerogamen, sehr auffallend z. B. bei Trifolium pratense, ist die über dem Tragblatte liegende Vorderseite der jungen Blüthenstandsaxe schon ganz mit Blüthenanlagen bedeckt, während die gegenüberliegende Rückenseite, die der Abstammungsaxe zugekehrt ist, noch ganz blüthenleer ist; hier sind also die an der Vorderseite stehenden Auszweigungen die ältesten, die der Rückenseite die jüngeren.

c. Die Verzweigungen der Blätter. Wenn Blätter verzweigt sind, so dass die oben als gefiederte, handförmige und fußförmige Blätter (S. 24, 26) bezeichneten Formen sich ergeben, so beruht das in der Regel auf exogener Sprossung in einem schon sehr frühen Entwickelungszustande des Blattes, wo das letztere noch ganz aus Meristem besteht. Die Anlage des Blattes erscheint am Vegetationspunkte

des Stammes zuerst als rundliche Protuberanz, welche rasch sich muschelartig verbreitert. Wenn daraus ein gefiedertes Blatt werden soll, so treten an der rechten und linken Kante übereinanderstehende seitliche Protuberanzen vor, aus denen die einzelnen Fiederblättchen oder Foliola sich entwickeln. Hierbei erscheinen entweder die Anlagen der obersten Blättchen zuerst und die übrigen folgen basipetal nach, wie bei den Rosen, der Kartoffel (Fig. 273), bei Taraxacum. Oder die untersten Foliola treten zuerst auf, die anderen folgen acropetal



Fig. 273. Entstehung der Auszweigungen des gefiederten Blattes von Solanum tuberosum. Links das verkleinerte vollständig entwickelte Blatt, rechts ein junger Zustand desselben, von einer Seite gesehen, vergrößert; an diesem entstehen die Fiederblättchen in basipetaler Folge. das obere *a* ist das älteste, *b* das nächst jüngere. Der junge Blattkörper ist mit aufwärts gerichteten gegliederten Haaren bekleidet.

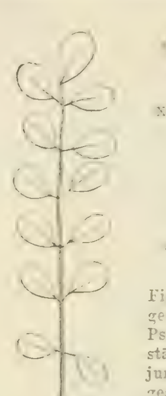




Fig. 274. Entstehung der Auszweigungen des gefiederten Blattes von Robinia Pseudacacia. Links das verkleinerte vollständig entwickelte Blatt, rechts zwei junge Zustände desselben, von einer Seite gesehen, vergrößert, *A* jünger als *B*. Die Fiederblättchen entstehen hier in acropetaler Folge; das unterste *a* ist das älteste, welches in *A* erst allein vorhanden ist; in *B* sind andere entstanden, die nach oben hin jünger sind; bei *x* entsteht eben das jüngste. Der junge Blattkörper ist mit aufwärts gerichteten Haaren bekleidet.

nach, wie z. B. bei Robinia (Fig. 274), Clematis vitalba, bei Anthriscus, bei dessen mehrfach zusammengesetztem Blatte dieselbe Succession auch an den seitlichen Gliedern der Foliola stattfindet. Oder endlich die in der Mitte des Blattes stehenden Foliola sind die ersten und es folgen die übrigen von hier aus nach oben und unten fortschreitend, z. B. bei Achillea Millefolium. Die handförmigen Blätter lassen zwei Fälle unterscheiden. Bei den dreizähligen treten an dem breiten concaven Wulst, der das jüngste Stadium darstellt, gleichzeitig beiderseits zwei leichte Einschnitte auf, indem der Wulst an drei Punkten ein stärkeres Wachsthum erfährt und dadurch simultan eine mittlere



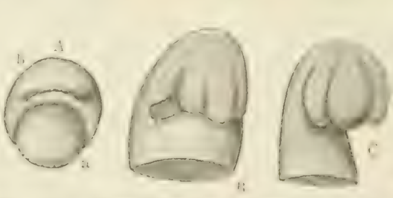


Fig. 275. Entstehung der Auszweigungen des handförmig dreizähligen Blattes von Oxalis Acetosella. Links das vollständig entwickelte Blatt, rechts drei junge Zustände desselben vergrößert, nach der Altersfolge *A*—*C*. In *A* ist *a* der Stengelscheitel von oben gesehen, *b* das jüngste Blatt. Letzteres hat auf seiner Mitte eine breite Wulst, die aber noch keine Dreitheilung zeigt. In *B* ist dieselbe in Folge stärkeren Wachsthums der Rückenseite einwärts umgekippt und zeigt eine simultane Dreitheilung, indem sie an ihrem Rande gleichzeitig zwei Einschnitte erkennen lässt, wo das Randwachsthum zurückbleibt. In *C* hat sich dies noch weiter ausgeprägt.

und je eine seitliche Anlage eines Blättchens sichtbar werden lässt, wie z. B. bei Melilotus und Oxalis (Fig. 275). Auch das vierzählige Blatt von Marsilia zeigt zuerst eine simultane Dreitheilung und darauf eine Dichotomie des mittleren Theiles. Bei

fünf- und mehrzähligen Blättern dagegen ist die Anlage des mittelsten, gewöhnlich auch größten Blättchens zuerst unterscheidbar, und es folgen dann rechts und links in abwärts fortschreitender Folge und zuletzt innen zusammenschließend die übrigen Blättchen, wie bei Lupinus, Potentilla reptans und bei Rubus (Fig. 276). Bleiben hierbei die einzelnen Glieder unter sich verbunden oder treten sie gleich als eine continuirliche Lamelle hervor, so giebt es ein schildförmiges Blatt (folium peltatum) wie z. B. bei Hydrocotyle (Fig. 277). Auch die bei den Phanerogamen zu erwähnenden Nebenblätter oder Stipulae können als Auszweigungen des Grundes des Blattkörpers betrachtet werden. Während es also eine allgemeine Regel ist, dass bei verzweigten Blättern die einzelnen Abschnitte durch Aussprossung aus dem jungen aus Meristem bestehenden Blattkörper und nicht durch Zerreißung eines ursprünglich ganzen Körpers entstehen, geschieht doch das letztere thatsächlich bei den gefiederten und handförmigen Blättern der Palmen, welche anfangs ganz, jedoch gefaltet sind und dann erst im fast völlig erwachsenen Zustand, manchmal auch ziemlich frühzeitig durch Zerreißen von Gewebestreifen, die den Blattrippen parallel orientirt sind, in der Regel an den Kanten der Falten, sich in eine Anzahl Abschnitte theilen.

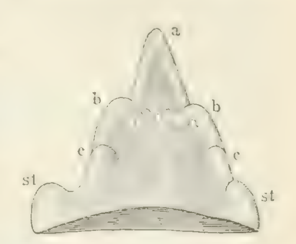


Fig. 276. Entstehung der Auszweigungen des handförmig fünfzähligen Blattes von Rubus fruticosus, in basipetaler Folge; *a* Anlage des mittelsten Blättchens, *b b* die der jüngeren Seitenblättchen, *c c* soeben erst entstehende Anlagen der beiden vordersten Blättchen; *st* Anlagen der Nebenblätter.

Exogen sind auch die oben erwähnten blattbürdigen Sprosse von Bryophyllum und Utricularia, nach Hansen sogar die adventiven Sprosse an den Blättern von Cardamine, Nasturtium und Atherurus, wo schon im Zustande des Dauergewebes befindliche Epidermis- und Rindenzellen durch Beginn von Zelltheilungen in embryonales Gewebe übergehen, welches sich zu einem Vegetationspunkt constituirt, aus dem Blätter und später Wurzeln hervorwachsen. Auch die Adventivknospen auf den Blättern von Peperomia entstehen nach Beinling exogen.

d. Die Trichome, als seitliche Glieder, welche der Epidermis allein ihren Ursprung verdanken (S. 13), sind eben dadurch als exogene Gebilde charakterisirt, zugleich aber auch bestimmt von Phyllomen und Caulomzweigen unterschieden, indem bei ihnen eine Gewebecontinuität, wie wir sie bei jenen soeben kennen gelernt haben, ausgeschlossen ist. Daher können die Trichome auch sowohl aus einem Caulom, wie aus einem Phyllom entspringen, weil diese beide in ihren Jugendzuständen von dem Dermatogen überzogen sind, welches den Trichomen den Ursprung giebt. Die Trichome entstehen zwar auch im jugendlichen Zustande des Gliedes, dem sie angehören, oft wenn dasselbe noch aus embryonalem Gewebe besteht, jedoch gewöhnlich erst, wenn dasselbe anfängt in die Periode der Streckung überzugehen, also im allgemeinen erst nachdem die anderen seitlichen Glieder angelegt sind. Es wurde schon oben erwähnt, dass die Trichome oder Haarbildungen gewöhnlich keine Bedeutung für den morphologischen Aufbau des Pflanzenkörpers haben und richtiger

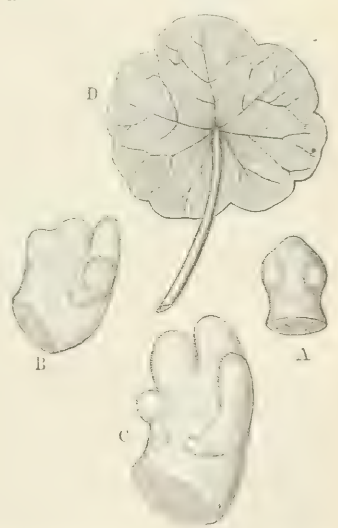


Fig. 277. Entstehung des schildförmigen Blattes von Hydrocotyle vulgaris. *D* das fertig ausgebildete Blatt. *A—C* junge Zustände desselben nach der Altersfolge. In *A* sprossen unter der Spitze des jungen Blattes zwei Höcker hervor, denen in *B* und *C* andere folgen in basipetaler Succession, bis die letzten vorn über den Blattstiel übergreifen und dort mit einander im Zusammenhange hervortreten, wodurch die Blattfläche schildförmig sich schließt.

als epidermoidale Bildungen in die Anatomie verwiesen werden, wo wir sie auch, I., S. 135, ausführlich behandelt haben. Indessen kommen doch bei hochorganisirten Pflanzen Gebilde vor, welche sich in ihren physiologischen und z. Th. auch morphologischen Verhältnissen zwar manchen Haarformen nahe anschließen, von echten Trichomen aber dadurch verschieden sind, dass sie nicht lediglich aus der Epidermis hervorgehen, sondern dass sie massige Auswüchse des unter der Epidermis liegenden Gewebes sind, die aber von einer Fortsetzung jener überzogen bleiben (Fig. 278). Diese Entstehungsweise trifft z. B. bei den Stacheln von Rosa, Ribes und anderen Pflanzen sowie bei den Drüsenhaaren von Drosera zu, bei den Kopfchenhaaren von Rosa, ferner bei den Stacheln, Warzen u. dergl., welche auf der Oberfläche mancher Früchte, wie z. B. von Datura, Ricinus etc. sich befinden, desgleichen bei den Kelchanhängseln von Agrimonia, bei dem Pappus der Compositen, bei den bartförmigen Anhängen mancher Blumenblätter etc. Man hat für derartige Gebilde die Bezeichnung Emergenzen eingeführt, denn es ist zweckmäßig, sie nicht mit unter die Trichome aufzunehmen, wiewohl sie eher diesen als den Phyllomen sich anschließen. Jedenfalls sind es Mittelbildungen, durch welche eine scharfe Abgrenzung von Phyllomen und Trichomen erschwert wird. Den letzteren gleichen sie insofern, als sie im Allgemeinen von geringer Massenentwickelung, meist von unregelmäßiger Stellung und verhältnissmäßig später Anlage sind. Mit den Phyllomen aber haben sie vor allem die Continuität ihrer Gewebe mit denen des Stammes gemein, wenigstens diejenige von Epidermis und Rindengewebe; ja es giebt Emergenzen, in welche sogar Fibrovasalstränge eintreten, wie bei Drosera und Datura. Die meisten Emergenzen haben allerdings keine Fibrovasalstränge, wie z. B. die Stacheln der Rosa- und Ribes-Arten, die also wohl zu unterscheiden sind, von den sogenannten Dornen, worunter wir Caulome und Phyllome zu verstehen haben, welche zu stechenden Gebilden metamorphosirt sind. In manchen Fällen haben Emergenzen sogar regelmäßige Stellungen an der Hauptaxe, wie z. B. der Pappus der Compositen, welcher an der Stelle von Kelchblättern steht, und die einfachen oder dreitheiligen Stacheln, welche bei Ribes regelmäßig unterhalb der Basis eines jeden Blattes entspringen. Regelmäßig spiralige Anordnung zeigen die schuppenförmigen Emergenzen auf den Früchten der Lepidocaryinen unter den Palmen.

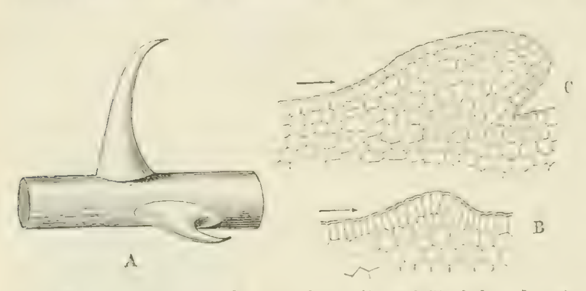


Fig. 278. *A* Stück eines Rosenzweiges mit zwei Stacheln. *B* erste Entstehung des Stachels durch Theilung der Epidermis-, aber zugleich auch der darunter liegenden Rindenzellen. *C* späterer Entwickelungszustand, in welchem der Körper des jungen Stachels vorwiegend durch Vermehrung subepidermalen Gewebes sich entstanden erweist, über welches die Epidermis sich fortsetzt. *B* und *C* 200fach vergrößert, nach RAUTER.

II. Endogene Glieder.

1. Die echten cellulär gebauten Wurzeln der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, mögen sie aus anderen Wurzeln oder aus Caulomen entspringen, sind endogenen Ursprunges. Die meisten Wurzeln verzweigen sich monopodial. Die Seitenwurzeln kommen jedoch dabei nicht am Scheitel der Wurzel zum Vorschein, sondern in einer oft weiten Entfernung hinter der Spitze; die Wurzel hat immer ein oft mehrere Centimeter langes kahles Ende. Trotzdem werden auch die Seitenwurzeln ziemlich nahe am Scheitel der Hauptwurzel angelegt, aber eben im Innern derselben, so dass sie zunächst äußerlich nicht sichtbar sind und erst hervorbrechen, wenn die Hauptwurzel inzwischen sich weiter verlängert hat. Die Entstehung der Seitenwurzeln in einer Mutterwurzel findet immer am Umfange des axilen Fibrovasalcylinders, also des Pleromstranges derselben statt. Daher brechen die Seitenwurzeln immer aus einer

Spalte der Rinde der Mutterwurzel hervor; es findet jedoch dabei auch eine Resorption der inneren Rindenzellen statt, welche die junge Wurzelanlage bedecken. Hinsichtlich der Entstehungsorte der Seitenwurzeln giebt es nun nach VAN TIEGHEM zwei Regeln. Wenn die Mutterwurzel mehr als zwei Holzbündel hat (triarch, tetrarch etc. I., S. 188), so stehen die Seitenwurzeln den Holzbündeln gegenüber und sind also diesen an Zahl gleich (isostichisch), daher die oben erwähnte regelmäßige Anordnung der Seitenwurzeln in Orthostichen. Wenn aber die Mutterwurzel ein diarches Gefäßbündel besitzt, so entspringen die Seitenwurzeln in den Zwischenräumen, welche die Gefäßplatten von den mit ihnen im Kreuz stehenden Phloembündeln trennen, so dass sich hier vier, also doppelt soviel Reihen von Seitenwurzeln als Gefäßplatten ergeben (diplostichisch), die aber natürlich auch in Orthostichen stehen. So kann also Vierreihigkeit der Seitenwurzeln bei der einen, wie bei der anderen Regel sich ergeben, und nach VAN TIEGHEM kommen vielfach beide Anordnungen in derselben Familie vor (z. B. unter den Compositen bei binärem Wurzelbau Cichorium, Artemisia etc., bei quaternärem Helianthus, Scorzonera etc.), doch sind rein binär die Umbelliferen, Dipsaceen, Valerianaceen etc., rein quaternär die Polygonaceen, Euphorbiaceen, Malvaceen, Onagraceen, Balsaminaceen etc. Uebrigens zeigen beide Arten von Vierzeiligkeit auch Unterschiede gegenüber der Stellung der Cotyledonen: beim vierreihigen binären Typus wechseln die vier Reihen mit den Cotyledonen und den zwei folgenden Blättern, beim quaternären Typus entsprechen zwei Reihen den Cotyledonen und die zwei anderen sind mit denselben gekreuzt. — Aus VAN TIEGHEM's Untersuchungen hat sich ferner ergeben, dass die Seitenwurzeln wie überhaupt alle endogen entstehenden Glieder bei den Phanerogamen aus dem Pericambium = Pericyclus VAN TIEGHEM, dagegen bei den Gefäßkryptogamen aus der Endodermis (I., S. 190), also der innersten Rindenschicht hervorgehen, weshalb VAN TIEGHEM diese beiden Abtheilungen der Gefäßpflanzen als Pericyclogene und Endodermogene unterscheidet. Als ein Beispiel dafür, wie diese endogene Entstehung verläuft, geben wir hier die



Fig. 279. Entstehung der Seitenwurzeln in einer Mutterwurzel von Trapa natans. In A spaltet sich das von der innersten Rindenschicht r begrenzte Pericambium π im Dermatogen d und eine innere Schicht n, die bei B bereits nochmals getheilt ist. — C junge Wurzel im Gewebe der Mutterwurzel eingeschlossen; Rr Rinde der letzteren, π das Pericambium, aus welchem die Seitenwurzel entstanden; h deren erste Wurzelhaube, b ihr Dermatogen. — D weiter entwickelte Seitenwurzel, nur von der innersten Rindenschicht r der Mutterwurzel umgeben; d ihr Dermatogen, pp ihr Periblem, in der Mitte das Plerom m. Nach REINKE.

von Reinke herrührende Beschreibung der Anlage der Seitenwurzeln von Trapa natans (Fig. 279). An der betreffenden Stelle spalten sich mehrere Zellen des Pericambiums der Mutterwurzel durch tangentiale Wände, wodurch das Pericambium hier zweischichtig wird. Die äußere Schicht constituirt sich nun als Dermatogen, welches später auch die Wurzelhaube erzeugt. Die innere Schicht theilt sich zunächst wieder in zwei Schichten, dann erfolgen Längs- und Quertheilungen und es entsteht so das Meristem der jungen Wurzel, welches bald in Periblem und Plerom sich sondert. Von den Rindenschichten der Mutterwurzel, welche durch die Verlängerung der jungen Wurzel zusammengedrückt und endlich resorbirt werden, widersteht am längsten der Desorganisation die innerste Rindenschicht (*r* in *A—D*), welche anfangs dem Wachsthum der jungen Wurzel folgt und sie wie mit einer Scheide umgiebt. Diese wohl auch als unechte Wurzelhaube bezeichnete Schicht ist von van Tieghem als Wurzeltasche bezeichnet worden, welche als Vermittler der jungen Wurzel die Nahrung zuführen und zugleich die Resorption der auf ihrer Außenseite liegenden Gewebeschichten bewirken soll. Doch ist eine solche Tasche bei den Cruciferen, Capparideen, Fumariaceen, Papaveraceen, Caryophyllaceen, Chenopodiaceen, Crassulaceen und anderen Familien meist nicht vorhanden.

Bei den Lycopodiaceen findet dichotomische Verzweigung der Wurzeln statt; natürlich vollzieht sich die Theilung des Vegetationspunktes hier unter der Wurzelhaube.

Selbst die Hauptwurzel der Phanerogamen, welche eigentlich das Hinterende des embryonalen Cauloms ist, ist bei ihrer ersten Anlage endogen, denn dieses Ende des Embryos steht mit dem Vorkeim in Verbindung, unter dessen Bedeckung die Hauptwurzel entsteht, die sogar bei den Gräsern zunächst von einer dicken sackartigen Gewebeschicht des Embryonalkörpers, der sogenannten Wurzelscheide oder Coleorhiza, umkleidet ist, welche bei der Keimung durchbrochen wird.

Die an Caulomen entspringenden Seitenwurzeln, von deren Beziehung zur Blattstellung S. 39 die Rede war, entstehen gewöhnlich aus der äußersten Phloemschicht der Fibrovasalstränge, manchmal z. B. bei Impatiens parviflora aus dem Interfascicularcambium. Doch fehlt es hierüber noch an hinreichenden Untersuchungen.

Es sind indessen auch einige Ausnahmen von der endogenen Entwickelungsweise der Wurzeln bekannt geworden. Exogen entstehen nach Warming die Wurzeln am Stamme von Neottia, nämlich aus der dritten und vierten Periblemlage, während aus der ersten und zweiten und aus der Epidermis die Wurzelhaube hervorgeht. Auch die Adventivwurzeln von Cardamine pratensis und Nasturtium entstehen nach Hansen exogen.

2. Die eigentlichen Adventivsprosse sind endogenen Ursprunges. Bezüglich der aus Wurzeln entspringenden unterscheidet Beyerinck besonders folgende Fälle. Meistens gehen, wie schon Hofmeister nachwies, die Knospen aus dem Centralcylinder der Mutterwurzel hervor. Sie sind dann entweder von der Stellung der Seitenwurzeln abhängig, indem sie in der Nähe der Basis einer Seitenwurzel inserirt sind (z. B. Linaria vulgaris, Solanum Dulcamara, Monotropa, Pyrola, Neottia, Dioscorea), oder indem ein oder mehrere Knospen unmittelbar über oder unter der Basis einer Seitenwurzel oder doch immer in den Reihen der Seitenwurzeln stehen, mit denen sie in Insertionsstelle und Entwickelung völlig übereinstimmen (Cirsium arvense, Sonchus, Euphorbia esula etc.). Oder sie sind von den Seitenwurzeln unabhängig, aber sie kommen in den primären Markstrahlen, die also den primären Holzstrahlen des Centralcylinders entsprechen, vor (Pyrus japonica, Rubus, Prunus etc.), oder sie sind ohne bestimmte Ordnung über die ganze Oberfläche der Mutterwurzel zerstreut, wie bei Ailanthus glandulosa. Uebrigens hat van Tieghem für die wurzelständigen Knospen dieselben beiden Regeln wie für die Seitenwurzeln angegeben (S. 51), wonach sie bei diarchen Wurzeln in den Zwischenräumen zwischen Holz- und Phloëmbündeln, bei den tetrarchen vor den Holzbündeln, in beiden Fällen also vierreihig wie die

Seitenwurzeln stehen. Es giebt nun aber nach Beyerinck auch Wurzelknospen, welche ganz unabhängig von der Structur des Centralcylinders sind, indem sie aus den Außenschichten der primären Rinde entspringen und mehr oder weniger regellos auf der Rinde zerstreut vorkommen, wie bei Aristolochia Clematitis und den phanerogamen Parasiten. — Eine sehr auffallende Ausnahme bilden nach Beyerinck und van Tieghem die Wurzelknospen von Linaria, welche exogen aus der Epidermis entstehen sollen.

Auch die Adventivknospen, welche aus alten Stämmen von Holzpflanzen zum Vorschein kommen, sind meist endogen, denn sie sitzen dem Cambium und dem Holzkörper des Stammes auf und durchbrechen die Rinde. Aber bisweilen sind solche Sprosse doch nicht echte adventive, sondern alte zurückgebliebene sogen. schlafende Augen, die früher als normale exogene Axelknospen angelegt wurden; sie werden beim Dickenwachsthum des Stammes von der Rinde eingehüllt und bleiben lange Zeit unverändert klein, bis sie durch einen für sie günstigen Zufall, z. B. in Folge der Wegnahme des Stammes über ihnen, zu kräftigem Wachsthum angeregt werden.

Literatur. Allgemeines und über Caulome speciell: H. v. Mohl, Linnaea 1837. pag. 487. — Trécul, Ann. des sc. nat. 1847. T. VIII. pag. 268. — Peter-Petershausen, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Brutknospen. Hameln 1869. — A. Braun und Magnus, Verhandl. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1871. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. — Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularien. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1869. — Regel, Jenaische Zeitschr. f. Nat. 1876. pag. 477. — Berge, Entwickel. v. Bryophyllum. Zürich 1877. — Beinling, Cohn's Beitr. z. Biologie. d. Pfl. III. 1. pag. 25. — Janczewski, Recherches sur le développ. d. bourgeon dans les Prêles. Cherbourg 1876. — Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a./M. 1881. — Magnus, Adventivknospen an Wurzeln. Sitzungsber. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 26. April 1878. — Beyerinck, Over normale wortelknoppen. Nederlandsch kruidkundig Arch. 2. ser. 4. deel 1884 und Verh. der Kon. Acad. van Wetensch. deel 25. 1887. — van Tieghem, Ann. des sc. nat. 7. sér. Bot. T. V. pag. 130. — Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch der Botanik. Breslau 1883. pag. 99.

Ueber Blätter: Steinheil, Ann. des sc. nat. 2. sér. T. VIII. 1837. — Schleiden, Grundzüge der wiss. Bot. Leipzig 1842. II. pag. 167. — Nägeli, Ueber Wachsthum und Begriff des Blattes. Zeitsch. f. wiss. Bot. 3. u. 4. Heft 1846. — Grisebach, Wiechmann's Archiv. 1844 u. 1846. — v. Mercklin, Entwickelung der Blattgestalten. Jena 1846. — Trécul, Ann. des sc. nat. 1856. T. XX. — Eichler, Entwickelungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861. — Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig 1867. pag. 599. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. — Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. III. pag. 484. — Hanstein, Botan. Abhandl. Bonn 1870. I. — Leitgeb, Botan. Zeitg. 1871. Nr. 3. — Warming, Recherches sur la ramification des Phanerogames. Kopenhagen 1872. — Goebel, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. des Blattes. Botan. Zeitg. 1880. — Prantl, Studien über Wachsthum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter. Berichte d. deutsch. bot. Ges. I. pag. 280. — Eichler, Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1885. — Sonntag, Dauer des Scheitelwachsthums und Entwickelungsgeschichte des Blattes. Berlin 1886. — Naumann, Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter. Flora 1887. pag. 193.

Ueber Trichome und Emergenzen: Rauter, Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Wien 1871. pag. 33. — Warming, Sur la différence entre les trichômes et les epiblastèmes d'un ordre plus élévé. Soc. d'hist. nat. de Copenhague 1872. Nr. 10—12. — Weiteres I., S. 158.

Ueber Wurzeln: Nägeli und Leitgeb, in Nägeli's Beiträgen zur wiss. Bot.

Heft IV. 1867. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. — Hanstein, Botan. Abhandl. Bonn 1870. Heft I. — Dodel, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. pag. 149. — Reinke, Wachsthumsgeschichte der Phanerogamenwurzel in Hanstein's botan. Untersuch. Heft III. Bonn 1871. — van Tieghem, Recherches sur la symmétrie etc. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XIII. und 7. sér. T. V. — Disposition quadrisériée des bourgeons sur les racines binaires des Phanerogames. Bull. soc. bot. de France 1887. pag. 11 und 39. — Mangin, Origine et insertion des racines adventives etc. Ann. des sc. nat. 6. sér. T. 14. 1882. — van Tieghem und Douliot, Observations sur la sortie des racines latérales etc. Daselbst 1886. pag. 252. — Origine des radicelles et des racines latérales chez les Légumineuses et les Cucurbitacées. Daselbst. pag. 494. — Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VIII. 1888. pag. 1. — Sur les plantes, qui forment leurs radicelles sans poche. Bull. soc. bot. de France. 1888. pag. 278.

Fünftes Buch.

Specielle Morphologie oder Systematik.

§ 112. **Pflanzensysteme.** Die Beschreibung aller Pflanzenformen, welche gegenwärtig auf der Erde vorkommen und in früheren Schöpfungsperioden gelebt haben, nach ihren morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Merkmalen in einer nach gewissen Principien geordneten Zusammenstellung bildet den Gegenstand der Systematik.

Die eine und nächstliegende Aufgabe der Systematik, die schon durch das bloße Bedürfniss, die Naturkörper von einander zu unterscheiden, von Alters her an die Botaniker herantrat, besteht darin, die durch gemeinsame Merkmale ausgezeichneten Formen zu Gruppen niederer und höherer Ordnung zu vereinigen. Wir gelangen so zur Feststellung und Benennung der Arten (species) und zur Vereinigung einer mehr oder minder großen Anzahl von Arten zu einer Gattung (genus), sowie zur Begründung höherer Verbände, in denen Gattungen mit gemeinsamen Merkmalen vereinigt werden, sogenannter Familien, die wieder zu Ordnungen oder Klassen und dergl. sich gruppiren lassen.

Diese Aneinanderreihung ähnlicher Pflanzenformen führt aber sogleich zu der zweiten Aufgabe der Systematik, zur Aufstellung eines Systemes, in welches sich alle bekannten Pflanzenformen einordnen lassen. Selbstverständlich kann man viele Pflanzensysteme aufstellen, je nach den Merkmalen, welche man beliebig als Eintheilungsprincipien wählt. Wir erhalten ein künstliches System, wenn wir nur ein bestimmtes einzelnes Merkmal benutzen, um nach dessen Verschiedenheiten im Pflanzenreiche die Pflanzen einzutheilen, wie es z. B. das System von Linné ist, welches gewisse Merkmale der Sexualorgane der Blüthen, nämlich der Staubgefäße und der Griffel classificatorisch verwerthet.

Nach einem wesentlich anderen Princip kommt das natürliche System zustande, in dessen richtiger Aufstellung die wissenschaftliche Systematik ihr höchstes Ziel erkennt. Dieses Streben beruht nämlich auf der Ueberzeugung, dass unter den verschiedenen Pflanzenformen eine sogenannte natürliche Verwandtschaft besteht. Schon den ersten botanischen Schriftstellern des 16. Jahrhunderts konnte es nicht entgehen, dass sich auch unter den Pflanzen eine gewisse natürliche Zusammen-

gehörigkeit kundgiebt, wie sie z. B. in den Gruppen der Pilze, Moose, Farne, Coniferen, Orchidaceen, Papilionaceen etc. ausgesprochen ist, die sich ja dem Blicke ganz von selbst ebenso darbieten, wie die Klassen der Säugethiere, Vögel, Reptilien, Fische etc. Wenn nun auch die Systeme, welche jene älteren Botaniker aufstellten, mehr künstliche waren, so schwebte diesen Gelehrten doch mehr oder weniger klar die Darstellung der natürlichen Vergesellschaftungen der Pflanzen vor. Und auch Linné (1736), der sein System um einer leichten Uebersichtlichkeit willen absichtlich zu einem künstlichen machte, hat die Aufstellung des wahren natürlichen Systems als eine freilich erst der Zukunft vorbehaltene Aufgabe bezeichnet; auch hat er bereits ausgesprochen, dass dieses System nicht durch a priori festgestellte Merkmale zu schaffen sei, sondern durch gleichmäßige Berücksichtigung aller verwandtschaftlichen Momente der Pflanzen erst gewonnen werden müsse. Auf Linné folgte denn auch bis in die neuere Zeit eine lange Reihe von Versuchen des natürlichen Systemes. Selbstverständlich musste für die klarere Auffassung dessen, was man unter natürlicher Verwandtschaft zu verstehen habe, der Standpunkt maßgebend sein, den man über die Frage der Entstehung des Pflanzenreiches auf der Erde einnimmt, ob man an der Constanz der Arten festhält und das Pflanzenreich als so, wie es jetzt besteht, ursprünglich erschaffen annimmt, oder ob man die Arten aus einander hervorgegangen und das ganze Pflanzenreich aus einfachen Urformen allmählich heraus entwickelt sich vorstellt. Erst als Darwin (1859) diesen letzteren Satz klar ausgesprochen und begründet hatte, war auch für die Systematik ein wissenschaftliches Princip gewonnen, denn unter natürlicher Verwandtschaft wird nun eine wirkliche nähere oder entferntere Abstammung der Pflanzenarten von einander oder die Phylogenese derselben verstanden, und das natürliche System soll uns die Pflanzenformen in dieser phylogenetischen Aneinanderreihung, also ein Bild des Stammbaumes des Pflanzenreiches vorführen. Natürlicher Weise war dies nur zu erreichen auf Grund der genaueren Kenntnisse, welche wir erst in der neueren Zeit über die Entwickelung der niederen Pflanzen und besonders über die embryologischen Beziehungen zwischen den Angiospermen, Gymnospermen, Gefäßkryptogamen und Moosen gewonnen haben, sowie mit Hülfe der Aufschlüsse, welche uns die neuere Paläontologie über die ausgestorbenen Formen der höheren Gefäßkryptogamen gegeben hat, die den Uebergang zu den Gymnospermen vermittelten.

Das natürliche System, wie wir es auf Grund des gegenwärtigen Standes unserer Kenntnisse zu entwerfen berechtigt sind, hat daher auch wirklich das Aussehen eines Stammbaumes. Freilich kann die Darstellung der speciellen Morphologie in einem Buche oder in einem Vortrage die einzelnen Pflanzengruppen nur nacheinander in einer Reihe behandeln, und somit den phylogenetischen Aneinanderschluss der Pflanzengruppen äußerlich nicht wohl zur Anschauung bringen. Es mag daher durch die folgende Uebersicht (S. 59) ein Bild des natürlichen Systemes jedoch nur in seinen Hauptlinien gegeben werden, wie es von den gegenwärtigen Mor-

phologen und Systematikern nach den phylogenetischen Beziehungen angenommen wird. Es ist nicht eine einzige Linie, in welcher sich die Entwickelung des Pflanzenreiches aufwärts bewegt hat, sondern es giebt an verschiedenen Punkten dieses Stammbaumes mehrere Entwickelungsreihen, die von irgend einem gemeinsamen Ausgangspunkt getrennt nebeneinander sich fortgebaut haben und von denen die eine oder die andere früher oder später ihren Abschluss gefunden hat, während nur gewisse andere sich fortgesetzt haben. Wie bei einem Baume mit den höheren Verzweigungsgraden die Zahl der Zweige immer zunimmt, so haben sich auch bei der Phylogenie des Pflanzenreiches in immer größerer Anzahl Seitenlinien von den Hauptverwandtschaftsstämmen abgezweigt, die besonders bei der detaillirten Ausführung des Systemes in Gestalt der zahlreichen Familien sich ergeben und auch wieder innerhalb der einzelnen Familien angenommen werden müssen. Freilich bestehen bezüglich der Ausgestaltung des Stammbaumes in diesen seinen letzten Gliedern noch vielfach Zweifel über die wahren phylogenetischen Beziehungen. Diejenigen Familien, die zu einem größeren Verwandtschaftskreise gehören, ebenso die Gattungen, welche eine Familie ausmachen, können ebensowohl in einer Reihe successiv eine aus der andern wie gleichzeitig strahlenartig aus einem gemeinsamen Urtypus hervorgegangen sein. Die Qualität der Merkmale kann in dieser Frage oft wenig entscheiden und muss mit größter Vorsicht benutzt werden. Denn nicht immer muss eine größere Vollkommenheit der Merkmale eine phylogenetisch spätere Stufe der Abstammung bezeichnen; es kommen vielfach rückgebildete Pflanzenformen vor, die ohne Zweifel wegen vereinfachter Lebensbedingungen die vollkommneren Organe ihrer Vorfahren, die in den nächsten verwandten Familien noch erhalten sind, verloren oder gegen viel einfachere vertauscht haben. Die meisten der Pflanzenformen, welche die phylogenetische Entwickelung des Pflanzenreiches als Stufen durchlaufen hat, sind nun aber unverändert fortpflanzungsfähig geblieben und somit noch jetzt in lebenden Nachkommen vorhanden; eben darum ist der Stammbaum des Pflanzenreiches im Großen und Ganzen noch lebend in seinen Gliedern vorhanden und es ist nur unsere Aufgabe, diese Glieder zu einem richtigen Bilde zu vereinigen; aber freilich fehlen doch wohl gewisse dieser Glieder jetzt vollständig, da sie ausgestorben sein mögen, manche wohl ohne dass die Paläontologie noch Spuren derselben aufzufinden vermöchte, und darin liegt eine weitere und unüberwindliche Schwierigkeit, welche sich der Aufstellung des einzig wahren natürlichen Systems entgegenstellt.

In der nachfolgenden Uebersicht bezeichnen die nebeneinanderstehenden Gruppen die parallelen Entwickelungsreihen, die untereinander stehenden hingegen die in aufsteigender Linie von einander abstammenden Formen. Die Abtheilungen Thallophyta und Archegoniatae machen zusammen diejenigen Pflanzen aus, welche man seit Linné als Kryptogamen bezeichnet, im Gegensatz zu den Phanerogamen. Diese beiden Namen sollten ausdrücken, dass deutlich sichtbare Blüthen oder Befruch-

tungsorgane nur bei den einen vorhanden, bei den anderen verborgen seien. Nun sind aber gerade bei den Kryptogamen die Geschlechtsorgane viel genauer und klarer erkannt worden als bei den Phanerogamen, wo die geschlechtlichen Vorgänge in der That weit verborgener und schwieriger zu verfolgen sind. Bezeichnender und daher in der neueren Zeit lieber angewendet sind die Namen Sporenpflanzen (Sporophyta) für die Kryptogamen, und Samenpflanzen für die Phanerogamen, weil bei jenen als Fortpflanzungsorgane allgemein Sporen auftreten, d. h. einfache Zellen, die noch nicht bis zur Bildung eines Embryo fortgeschritten sind, bei diesen aber Samen, d. h. vielzellige Organe, in denen bereits ein Embryo vorgebildet enthalten ist. Es ist dies freilich auch mehr ein nur äußerliches Kennzeichen. Erst durch genauere Berücksichtigung des Sexualactes und Sexualproductes ergeben sich die tiefer begründeten wahren natürlichen Unterschiede der drei großen Abtheilungen, die in diesem Buche angenommen und unten erläutert sind.

Uebersicht des in diesem Buche zu Grunde gelegten Systemes.

A. Thallophyta:

- **I. Myxomycetes.**
- **II. Schizophyta.**
- **III. Peridinea.**
- **IV. Diatomaceae.**
- **V. Algae.**
  1. Conjugatae.
  2. Chlorophyceae.
  3. Characeae.
  4. Phaeophyceae.
  5. Rhodophyceae.
- **VI. Fungi.**
  1. Phycomycetes.
  2. Mesomycetes.
     a. Hemibasidii. b. Hemiasci.
  3. Mycomycetes.
     a. Basidiomycetes. b. Ascomycetes.

B. Archegoniatae (Embryophyta zoidiogama):

- **I. Muscinei.**
  1. Hepaticae.
  2. Musci.
- **II. Pteridophyta.**
  1. Filicales.
     a. Isospore F. (Filices).
     b. Heterospore F. (Hydropterides).
  2. Equisetales.
     a. Isospore E. (Equisetaceae).
     b. Heterospore E. (Calamariae).
  3. Sphenophyllales.
  4. Lycopodiales.
     a. Isospore L. (Lycopodiaceae).
     b. Heterospore L.
        Selaginellaceae.
        Isoetaceae.
        Lepidodendraceae.
        Sigillariae.

C. Phanerogamae (Embryophyta siphonogama):

- **I. Gymnospermae.**
  1. Cycadaceae.
  2. Cordaitaceae.
  3. Coniferae.
  4. Gnetaceae.
- **II. Angiospermae.**
  1. Monocotyledoneae.
  2. Dicotyledoneae.

Die wichtigeren älteren natürlichen Systeme führen wir hier nur in ihren Hauptzügen an.

1. System von A. L. de Jussieu (Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Paris 1789).

I. Acotyledones, Pflanzen ohne Keimblätter.
II. Monocotyledones, Pflanzen mit einem Keimblatt.
  1. Staubgefäße hypogynisch.
  2. Staubgefäße perigynisch.
  3. Staubgefäße epigynisch.
III. Dicotyledones, Pflanzen mit zwei Keimblättern.
  1. Apetalae. Blumenkronenlose.
    a, b, c. Staubgefäße hypogynisch etc. (wie bei II).
  2. Monopetalae, mit einblättriger Blumenkrone.
    a, b, c. Blumenkrone hypo-, peri- oder epigyn.
  3. Polypetalae, mit getrennten Blumenblättern.
    a, b, c. Staubgefäße hypogynisch etc. (wie bei II.).
  4. Diclines irregulares. Getrenntgeschlechtige.

2. System von A. P. de Candolle (Théorie élémentaire de la botanique. Paris 1813).

I. Vasculares, Pflanzen mit Gefäßbündeln.
  1. Exogenae. Gefäßbündel auf dem Stammquerschnitte in einem am Umfange wachsenden Kreis gestellt.
    a. Diplochlamydeae. Kelch und Blumenkrone unterschieden.
      α. Thalamiflorae. Krone freiblättrig, hypogyn.
      β. Calyciflorae. Krone peri- oder epigyn.
      γ. Corolliflorae. Krone einblättrig.
    b. Monochlamydeae. Blüthenhülle einfach.
  2. Endogenae. Gefäßbündel auf dem Stammquerschnitte zerstreut, die innersten die jüngsten (irrthümlich).
    a. Phanerogamae, mit Blüthen.
    b. Cryptogamae, ohne Blüthen.
II. Cellulares. Pflanzen ohne Gefäßbündel, nur aus Zellen gebildet.
  1. Foliaceae, mit Blättern.
  2. Aphyllae, ohne Blätter.

3. System von Endlicher (Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Wien 1836—40).

I. Thallophyta, kein Gegensatz von Stengel und Wurzel.
II. Cormophyta, Wurzel und Stengel differenzirt.
  1. Acrobrya, Stengel nur an der Spitze wachsend.
  2. Amphibrya, Stengel nur am Umfang wachsend.
  3. Acramphibrya, Stengel sowohl an der Spitze als am Umfang wachsend (irrthümlich).

4. System von Brongniart (Enumération des genres de plantes cultivées au Muséum d'histoire naturelle de Paris. Paris 1843).

I. Cryptogamae, Pflanzen ohne Blüthen.
  1. Amphigenae, Blatt und Stengel nicht differenzirt.
  2. Acrogenae, Blatt und Stengel differenzirt.
II. Phanerogamae, Pflanzen mit Blüthen.
  1. Monocotyledoneae, mit einem Keimblatt.
    a. Albuminosae, mit Samen-Endosperm.
    b. Exalbuminosae, ohne Samen-Endosperm.
  2. Dicotyledoneae, mit zwei oder mehreren Keimblättern.
    a. Angiospermae, mit geschlossenem Fruchtknoten.
      α. Gamopetalae, Blumenkronblätter verwachsen.
      β. Dialypetalae, Blumenkronblätter frei oder fehlend.
    b. Gymnospermae, mit offenen Fruchtblättern.

5. System von A. Braun (in Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg. Berlin 1864).

I. Bryophyta, Keimpflanzen.
- 1. Thallodea: Algen, Flechten, Pilze.
- 2. Thallophyllodea: Characeen, Moose.

II. Cormophyta, Stockpflanzen.
- 1. Phyllopterides: Farne, Schachtelhalme.
- 2. Maschalopterides: Bärlappe.
- 3. Hydropterides: Wasserfarne.

III. Anthophyta, Blüthenpflanzen.
- A. Gymnospermae, Nacktsamige.
  - 1. Frondosae: Cycadaceen.
  - 2. Acerosae: Coniferen.
- B. Angiospermae, Bedecktsamige.
  - 1. Monocotyledones, mit einem Keimblatt.
  - 2. Dicotyledones, mit zwei Keimblättern.
    - a. Apetalae, Blumenkrone fehlt.
    - b. Sympetalae, Blumenkrone einblättrig.
    - c. Eleutheropetalae, Blumenkrone mehrblättrig.

6. System von Eichler (Syllabus. 3. Auflage. Berlin 1883).

A. Cryptogamae.
- I. Abtheilung. Thallophyta.
  - 1. Klasse. Algae.
    - 1. Gruppe. Cyanophyceae.
    - 2. „ Diatomeae.
    - 3. „ Chlorophyceae.
      - 1. Reihe. Conjugatae.
      - 2. „ Zoosporeae.
      - 3. „ Characeae.
    - 4. Gruppe. Phaeophyceae.
    - 5. „ Rhodophyceae.
  - 2. Klasse. Fungi.
    - 1. Gruppe. Schizomycetes.
    - 2 „ Eumycetes.
      - 1. Reihe. Phycomycetes.
      - 2. „ Ustilagineae.
      - 3. „ Aecidiomycetes.
      - 4. „ Ascomycetes.
      - 5. „ Basidiomycetes.
    - 3. Gruppe. Lichenes.
- II. Abtheilung. Bryophyta.
  - 1. Gruppe. Hepaticae.
  - 2. „ Musci.
- III. Abtheilung. Pteridophyta.
  - 1. Klasse. Equisetinae.
  - 2. „ Lycopodinae.
  - 3. „ Filicinae.

B. Phanerogamae.
- I. Abtheilung. Gymnospermae.
- II. „ Angiospermae.
  - 1. Klasse. Monocotyleae.
  - 2. „ Dicotyleae.
    - 1. Unterklasse. Choripetalae.
    - 2. „ Sympetalae.

I. Abtheilung.

Thallophyta.

§ 113. Einzellige oder vielzellige Pflanzen mit einerlei oder mehrerlei verschiedenen Generationen. Geschlechtliche Fortpflanzung entweder fehlend, dann Vermehrung durch ungeschlechtliche einzellige Sporen; oder es werden als Product sexueller Befruchtung entweder direct einzellige Sporen erzeugt, die von der Mutterpflanze losgelöst früher oder später zu einer neuen selbständigen Pflanze heranwachsen, oder es entsteht nach der Befruchtung durch Sprossung des weiblichen Organes ein Fruchtkörper mit Sporen, die ebenfalls nach Lösung der Verbindung mit der Mutterpflanze zu neuen Individuen sich entwickeln.

I. Unterabtheilung.

Myxomycetes (Mycetozoa, Schleimpilze, Pilzthiere).

§ 114. Chlorophyllfreie Organismen; der Vegetationskörper ist ein Plasmodium, d. h. eine nackte Protoplasmamasse, welche zahlreiche Zellkerne besitzt, also aus membranlosen Zellen besteht. Fortpflanzung ungeschlechtlich, durch zahlreiche, sehr kleine, umhäutete Sporen, welche aus einer Differenzirung des Protoplasmakörpers hervorgehen, welcher dann in einen Fruchtkörper, Sporangium, sich verwandelt hat, wobei er seltner nackt bleibt, meist sich mit einer festen Haut umgiebt. Aus der keimenden Spore tritt ein amöboid sich bewegender Protoplasmakörper oder ein mit einer Cilie, einem Zellkern und einer contractilen Vacuole versehener, lebhaft beweglicher, aber auch mit amöboider Kriechbewegung begabter Schwärmer; diese wachsen und theilen sich wiederholt, zuletzt vereinigen sie sich zahlreich zu einem neuen Plasmodium.

1. Klasse. **Plasmodiophoraceae.** Plasmodium parasitisch im Protoplasma lebender Pflanzenzellen heranwachsend, hautlos bleibend, zuletzt ganz in einen Ballen von Sporen zerfallend, der in der Nährzelle liegt und durch Faulen derselben frei wird. Bis jetzt nur Plasmodiophora Brassicae in den Kropf oder Hernie genannten Missbildungen der Wurzeln der Kohlgewächse durch WORONIN näher bekannt.

2. Klasse. **Acrasieae.** Saprophyten. Keine Schwärmer, sondern Amöben zum Plasmodium zusammentretend, aber nicht verschmelzend; Sporen in ballenartigen Anhäufungen, ohne Hülle.

Guttulina und andere sehr einfache Myxomyceten lassen die Amöben nur sich anhäufen, ohne zu verschmelzen. Die Vereinigung der Amöben zum Plasmodium findet also hier wie auch bei den anderen Myxomyceten nicht unter Verschmelzung der Kerne statt und ist also mehr nur eine äußerliche, nicht gleichwerthig der

wirklichen Verschmelzung der Geschlechtszellen bei den höheren Pflanzen. Ebenso ist es nach Brefeld bei dem auf altem Mist etc. wachsenden Dictyostelium mucoroides, wo jedoch bereits ein gestielter Fruchtkörper auftritt. Die Bildung des letzteren beginnt damit, dass in der Mitte des rundlichen Plasmodiums durch freie Zellbildung zahlreiche, mit Zellstoffhaut umgebene Zellen entstehen, welche ein parenchymatisches Gewebe in Form einer auf dem Substrate senkrecht stehenden Säule bilden. An dieser emporwachsenden Säule kriecht das übrige sie umhüllende Protoplasma in die Höhe und sammelt sich um den Gipfel derselben zu einem runden Klumpen, der nun direct in zahlreiche Sporen zerfällt.

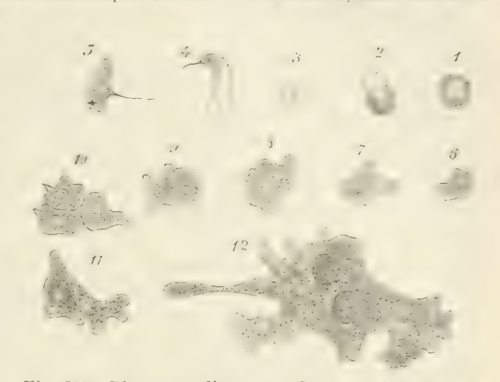


Fig. 280. Physarum album. — *1* Spore; *2* Austritt ihres Inhaltes; *3* der befreite Inhalt; *4*, *5* dieser als Schwärmer mit einer Cilie; *6*, *7* nach Wiedereinziehung der Cilie; *8*—*11* Verschmelzung der Amöben, *12* ein kleines Plasmodium. Nach Cienkowski.

3. Klasse. **Myxogasteres.** Saprophyten. Aus den Sporen entstehen amöboide Schwärmer mit einer Cilie (Myxomonaden Fig. 280), die durch wiederholte Theilung sich vermehren, dann unter Verschwinden der Cilien zu kriechenden amö-

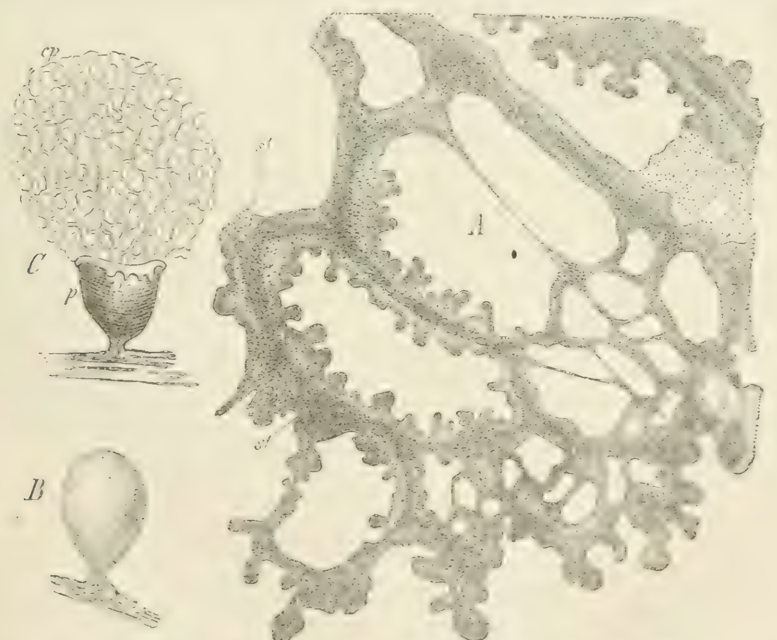


Fig. 281. *A* Plasmodium von Didymium leucopus, 350mal vergrößert; nach Cienkowski. — *B* ein noch geschlossenes Sporangium von Arcyria incarnata. — *C* ein solches nach Zerreißung der Peridie *p* und Ausdehnung des Capillitiums *cp*, 20mal vergrößert. Nach de Bary.

boiden Körpern (Myxamöben) werden, die wachsen und sich ebenfalls durch Zweitheilung vermehren, zuletzt in großer Zahl verschmelzen zu den Plasmodien (Fig. 280 u. 281). Letztere leben längere Zeit in dem verwesenden Holz oder faulen Laube, welches den meisten als Substrat dient, in den feuchten Zwischenräumen umherkriechend;

zuletzt kommen sie an die Oberfläche hervor, z. B. bei dem in der Gerberlohe lebenden Aethalium septicum in Form großer gelber Fladen, welche als Lohblüthe bekannt sind. Ueber das Fortkriechen und die inneren Bewegungen dieser Plasmodien ist I., S. 19, 289 zu vergleichen. Zum Zwecke der Fructification sammelt sich das Plasmodium an gewissen Stellen und bildet aufstrebende Auswüchse, die dann meist rasch, gewöhnlich in einigen Stunden zu den Fruchtkörpern werden. Aus einem Plasmodium entstehen meist mehrere, oft zahlreiche, schaarenweis beisammenstehende Sporangien, die meist die Form von gestielten Kugeln, Keulen oder Walzen besitzen (Fig. 284). Selten sind mehrere Sporangien mit einander vereinigt zu sogenannten Aethalien, wie bei der Lohblüthe. Die Fruchtkörper sind von einer festen Haut, der Peridie, umgeben; im Innern derselben sind zuletzt die zahlreichen pulverförmigen Sporen enthalten; oft werden zwischen den Sporen dünne Röhren oder solide Stränge gebildet, die man als Capillitium bezeichnet (Fig. 284). Sporen, wie Capillitium entstehen durch Differenzirung der Substanz des Plasmodiums. Der Stiel, die Peridie, sowie das Capillitium bestehen nicht aus Cellulose, sondern aus einer aus dem Protoplasma ausgeschiedenen Substanz, mit welcher zugleich der oft im Plasmodium enthaltene kohlensaure Kalk in feinkörniger Form, sowie Farbstoffe in der Haut abgeschieden werden. — Die Bewegungszustände können auch in Ruhezustände übergehen, in denen sie Perioden der Austrocknung überstehen. Die Schwärmer encystiren sich unter Abrundung mit einer Membran (Microcysten), desgleichen kleine Plasmodien (Macrocysten); größere Plasmodien verwandeln sich unter Einziehung der Zweige, Erstarrung und Sonderung in polyedrische durch Cellulosewände abgegrenzte Zellen in sogenannte Sclerotien, die später durch Auflösung der Zellwände wieder in bewegliche Plasmodien übergehen.

Die Ectosporeen umfassen einige wenige Formen, wo die Sporen den ästigen Stielen oder den mannigfach verbundenen Platten des Fruchtkörpers äußerlich mittelst eines Stielchens aufsitzen (Ceratiomyxa).

Die Endosporeen, wohin die überwiegende Zahl der Myxogasteres gehört, haben die Sporen in der beschriebenen Weise in einer Peridie eingeschlossen.

Literatur. de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. 1864. — Cienkowski, Zur Entwickelungsgeschichte der Myxomyceten. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. III. pag. 325 und 400. — de Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866. — Famintzin und Woronin, Zwei neue Formen von Schleimpilzen. Mém. de l'acad. de St. Pétersbourg. 7. sér. T. XX. — Woronin, Plasmodiophora brassicae. Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. XI. — Brefeld, Dictyostelium mucoroides. Abhandl. d. Senckenberg. Ges. 1869, VII. — Rostafinski, Versuch eines Systems der Mycetozoen. Straßburg 1873. — Schmitz, Sitzungsber. d. niederrh. Ges. 4. August 1879. — Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. pag. 79. — Zopf, Die Pilzthiere oder Schleimpilze in Schenk's Handbuch der Botanik. Breslau 1885. — Schröter, in Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. I. 1. pag. 1. Leipzig 1889.

II. Unterabtheilung.

Schizophyta, Spaltpflanzen.

§ 115. Meist äußerst kleine einzellige, niemals rein chlorophyllgrüne, aber oft mannigfach anders gefärbte Pflanzen ohne Geschlechtsdifferenz, welche sich durch Zweitheilung der Zelle (Spaltung in der Mitte) vermehren. Die Theilhälften der Mutterzelle wachsen zur Größe der letzteren heran, worauf wieder Theilung eintritt; sie zerfallen entweder und leben vereinzelt für sich oder sie bleiben in fadenförmigen, scheibenförmigen

oder nach drei Richtungen ausgedehnten Colonien vereinigt. Zellkerne und Chromatophoren meist nicht nachweisbar; vielmehr sind die Farbstoffe, wo sie vorkommen, meist gleichmäßig im Körper der Zelle vertheilt. Manche bilden Dauerzellen (Arthrosporen oder kurz Sporen genannt; sie entsprechen also den Akineten vieler Chlorophyceen), indem einzelne ganze Zellen unter Verdickung der Membran und Verdichtung des Inhaltes in einen Ruhezustand übergehen (Fig. 284); andere bilden Endosporen (den Aplanosporen der Chlorophyceen entsprechend), indem der Inhalt einer Zelle sich an einer Stelle dichter zusammenzieht und sich mit einer Membran umhüllt, während der übrige Theil der Zelle vergeht (Fig. 285).

Die Schizophyten sind die kleinsten bekannten Pflanzen; die meisten können überhaupt nur bei starken Vergrößerungen gesehen werden. Sie umfassen zwei Klassen, deren eine aus chlorophyllhaltigen Formen besteht, die Phycochromaceen, und deren andere chlorophyllfreie Formen enthält, die Schizomyceten; beide sind genau parallel, so dass fast dieselben morphologischen Formen in beiden Klassen sich wiederholen. Bei den kleinsten ist eine Sonderung von Haut und Inhalt oft kaum nachzuweisen, der Protoplasmakörper besteht aus einer homogenen Substanz. Die Zellhaut hat die Neigung, in weiche Gallerte sich aufzulösen, in welcher dann die Zellen zerstreut liegen oder von welcher die ganze Colonie umhüllt ist; zuweilen ist die Zellhaut nur gequollen und dann deutlich geschichtet. Viele Schizophyten können im Wasser hin und her schwimmen, doch sind mit Ausnahme der unten erwähnten Fälle besondere Bewegungsorgane nicht sichtbar.

1. Klasse. **Schizophyceae, Spaltalgen** (Phycochromaceae oder Cyanophyceae, phycochromhaltige Algen). Die Zellen enthalten Phycocyan (I., S. 645), gemischt mit Chlorophyll das Phycochrom bildend, sind daher blaugrün, spangrün oder violett gefärbt. Nach Zacharias ist der peripherische Theil des Protoplasmas der Zelle gleichmäßig gefärbt und ein centraler Theil farblos; der letztere hat jedoch nicht alle Eigenschaften eines echten Zellkerns, er enthält bisweilen eine dem Kernnucleïn ähnliche Substanz, die aber auch fehlen kann. Auch sind bei der Zelltheilung keine karyokinetischen Figuren zu beobachten. Das Fehlen eines echten Zellkernes hängt vielleicht, wie Zacharias vermuthet, mit dem Fehlen der Sexualität zusammen. Die Fortpflanzung geschieht außer durch Zelltheilung durch die erwähnten Dauerzellen oder Sporen, welche vor der Keimung eine Ruheperiode durchmachen. Bei den Zellfäden bildenden Formen findet auch eine Fortpflanzung durch Hormogonien statt, d. h. bewegliche Fadenstücke, die sich isoliren und, nachdem sie zur Ruhe gekommen sind, zu neuen Individuen heranwachsen. Die Zellen der fadenförmigen Colonien sind entweder alle völlig gleichartig, oder es befinden sich zwischen den übrigen einzelne größere, mit andersgefärbtem, wässerigem Inhalte versehene und daher entwickelungsunfähige Zellen, sogenannte Grenzzellen oder Heterocysten. Durch Zopf ist von verschiedenen Spaltalgen aus den Gruppen der Oscillariaceen, Scytonemaceen und Sirosiphonaceen festgestellt, dass sie auch den Zustand von Coccen-, Stäbchen- und Schraubenformen annehmen können. Die Fäden gehen durch fortschreitende Theilung in Stäbchen und endlich in isodiametrische Micrococcen über, die sich isoliren oder, wenn ihre Membran gallertartig wird, einen Zooglöa-Zustand bilden. Diese Entwickelungszustände sind also äquivalent den gleichnamigen, die man von den Spaltpilzen (s. unten) kennt. Durch den Nachweis dieses Polymorphismus ist aber die Systematik auch dieser Klasse unsicher geworden; besonders scheinen die Chroococcaceen vielfach nur Coccenzustände anderer Spaltalgen zu sein. Die Schizophyceen leben vorwiegend im Wasser oder an feuchten Orten, einige als Einmiether in höheren Pflanzen (I., S. 274); andere als Gonidien mit Flechtenpilzen symbiotisch (I., S. 259).

1. Familie. Chroococcaceae. Zellen rundlich, einzeln oder durch Gallert-

ausscheidung zu rundlichen Colonien verbunden, entweder in formlosem Schleim oder in schichtenförmig gequollenen Häuten der Mutterzellen (Fig. 282). Die Zelltheilung geschieht bald in einer Richtung (Gloeothece), bald kreuzweise nach zwei Richtungen der Fläche (Merismopedia), bald nach drei Richtungen (Coelosphaerium, Clathrocystis).

2. Familie. Oscillariaceae. Zellen kurz scheibenförmig, zu einfachen cylindrischen Fäden ohne Grenzzellen verbunden. Fäden gleichförmig, nämlich ohne Haarspitze, ziemlich gerade, bisweilen von gallertigen Scheiden umhüllt; Oscillaria mit schwingender und drehender Bewegung (I., S. 294).

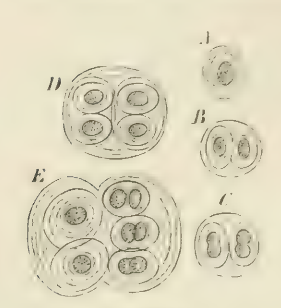


Fig. 282. Gloeocapsa. *A—E* auf einander folgende Stadien der sich theilenden Zellen mit gequollenen geschichteten Zellhäuten. Nach Sachs.

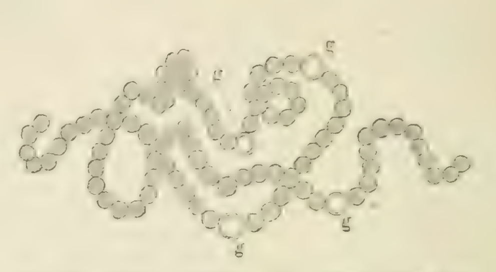


Fig. 283. Nostoc commune. Die Zellen bilden perlschnurförmige Zellreihen; bei *g* die farblosen, inhaltsarmen Heterocysten.

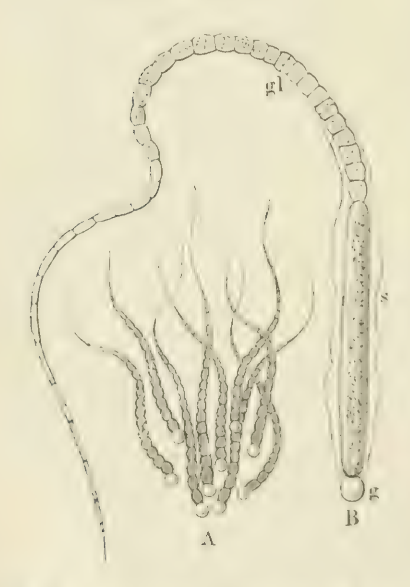


Fig. 284. *A* eine Anzahl Fäden aus einem Gallertstocke von Rivularia Pisum, jeder am untern Ende mit einer Heterocyste. *B* ein einzelner Faden von Rivularia Sprengeliana, dessen erste über der Heterocyste *g* befindliche Gliederzelle zur Spore *s* wird, deren Außenhaut eine Schleimhülle bildet; bei *gl* sieht man Gliederzellen in Theilung begriffen.

3. Familie. Nostocaceae. Zellen kugelig, daher zu perlschnurähnlichen, meist schlangenartig gewundenen Fäden verbunden, welche Schleimklumpen oder krause Gallerthäute bilden. Die Zellenschnüre verlängern sich durch Theilung der einzelnen Zellen, wobei ihre Windungen immer zunehmen, und sie enthalten vereinzelte Grenzzellen (Fig. 283); aus den Gliederzellen können später Dauerzellen werden. Neue Colonien werden nach Thuret bei Nostoc folgendermaßen gebildet: unter Erweichung der Gallerte treten die zwischen den Grenzzellen liegenden Fadenstücke als Hormogonien hervor, strecken sich gerade und machen ähnliche Bewegungen wie Oscillaria. Zur Ruhe gekommen umgeben sie sich mit einer neuen Gallerthülle, und die rundlichen Gliederzellen wachsen nun quer, d. h. senkrecht zur Fadenaxe, und theilen sich durch in der Richtung derselben gelegene Längswände; die einzelnen so entstandenen kurzen Fadenglieder bleiben an ihren Enden mit einander im Zusammenhang und bilden so den Anfang zu einem einzigen gewundenen Nostocfaden, in welchem wieder einzelne Zellen zu Heterocysten werden.

4. Familie. Scytonemaceae. Zellen in cylindrischen gleichförmigen, aber unecht verzweigten Fäden. Die Zweigbildung kommt nämlich nicht durch eine veränderte Richtung der Zelltheilungen, sondern dadurch zu Stande, dass eine beliebige Zelle sich an der über ihr stehenden vorbeischiebt und zu einem Aste auswächst. Grenzzellen, Hormogonien und Sporen sind bekannt.

5. Familie. Sirosiphonaceae. Wie vorige, aber Zelltheilung auch parallel der Längsaxe des Fadens, wodurch letzterer oft mehrreihig wird.

6. Familie. Rivulariaceae. Zellen in einfachen oder unecht verzweigten Fäden mit haarförmiger, farbloser Spitze. Die Heterocysten sind an dem dem Haar entgegengesetzten Fadenende gelegen, so dass der von unten nach oben dünner werdende Faden die Form einer Reitpeitsche mit Knopf (Heterocyste) erhält (Fig. 284). Die unmittelbar über der Grenzzelle liegende Basalzelle wird später zur Spore. Die Fäden liegen radial geordnet in großer Anzahl in Gallertklumpen. Nach Zerstörung der letzteren bleiben nur die Sporen übrig; aus ihrer Keimung geht ein neuer Faden hervor, der in mehrere Stücke zerfällt, deren jedes zu einem neuen Rivulariafaden sich ausbildet; darnach vermehren sich die Fäden auch noch durch unechte Verzweigung wie bei Scytonema, indem die über der Zweigbildung stehende Zelle zu einer Heterocyste wird und das Ende des Zweiges zu einem Peitschenfaden auswächst.

Literatur. Nägeli, Einzellige Algen. Zürich 1849. — Fischer, Beiträge zur Kenntniss der Nostocaceen. Bern 1853. — de Bary, Flora 1863. pag. 553. — Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 3. Heft. Breslau 1875. — Janczewski, Observations sur la reproduction de quelques Nostochacées. Ann. des sc. nat. 5. sér. tom. XIX. pag. 119. — Bornet und Thuret, Notes algologiques. Paris 1876 u. 1880. — Borzi, Nuovo giorn. bot. Italiano X u. XI. — Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig 1882. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883. pag. 319. — Tangl, Zur Morphologie der Cyanophyceen. Denkschr. d. mathem.-naturw. Kl. d. Wiener Akad. 1883. — Wille, Zellkerne und Poren der Wände bei den Phycochromaceen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1883. pag. 243. — Hansgirg, Ueber den Polymorphismus der Algen. Botan. Centralbl. 1885. Nr. 8 ff. — Zacharias, Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. [31].

2. Klasse. **Schizomycetes, Spaltpilze** (Bakterien). Ohne Chlorophyll, meist ganz farblos, manche mit rothem, blauem, gelbem Farbstoff. Die Fortpflanzung geschieht gewöhnlich durch Zelltheilung; von manchen Formen sind Dauerzellen oder Arthrosporen, von anderen Endosporen (Fig. 285 S. 68) bekannt. Die Spaltpilze sind meist noch kleiner als die Spaltalgen; die Durchmesser ihrer Zellen betragen etwa 0,5—1 μ, doch kommen auch noch kleinere Formen vor. Die freilebenden und auch einzelne Fäden können während ihrer Vegetation in einen Schwärmzustand (I., S. 294) übergehen; es zeigt sich dann an jedem Ende der Zelle eine feine Geißel oder Cilie, wie solche auch an den Schwärmsporen vollkommnerer Thallophyten vorkommen, wenigstens sind diese Organe an größeren Spaltpilzformen erkennbar. Auch die beweglichen Formen besitzen meist gewisse Stadien, wo sie unbeweglich sind. Gewöhnlich wird dann von den zahllos beisammenliegenden Zellen eine Schleim- oder Gallertmasse ausgeschieden; solche Gallertcolonien von entweder scharf begrenzter und dann verschiedenartig gestalteter (Kugel-, Netz-, Band-, Strauch-, Traubenform etc.), oder von unregelmäßiger Form werden als Zoogloeaformen bezeichnet. Aus diesen können unter Auflösung der Gallerte die Individuen sich befreien unter Uebergang in den Schwärmerzustand. Die an einigen Spaltpilzen beobachtete Bildung von Endosporen tritt ein, sobald das Nährsubstrat erschöpft ist. Gewöhnlich bildet sich dann in jeder Zelle eine Spore, in den Fäden viele in einer Reihe liegende (Fig. 285 *A*). Die Sporen sind oval oder kurz cylindrisch, stark lichtbrechend, sehr klein. Sie werden nach Auflösung der Mutterzelle frei und können direct keimen (Fig. 285 *B*) oder auch in einen Ruhezustand übergehen, in welchem

sie Austrocknung und hohe Temperatur (Siedehitze weniger als 2 Stunden lang) ohne Schaden vertragen. In geeignete Nährlösung gebracht keimen die Sporen, indem sie in einen kurzen Keimschlauch auswachsen, der dann die gewöhnliche Zelltheilung des Spaltpilzes von neuem beginnt.

Nach Gestalt und Verbindungsweise der Zellen unterscheiden wir folgende Formen von Spaltpilzen: 1. Zellen kugelförmig. Hierher Micrococcus, dessen Zellen immer nach einer Richtung sich theilen und dann auseinander fallen. Bei Sarcina erfolgt die Theilung durch übers Kreuz gestellte Wände nach drei Richtungen (Fig. 286 *E*). 2. Zellen elliptisch oder kurz cylindrisch, Theilung quer zur Längsaxe (Bacterium Fig. 286 *A*, Clostridium, Rhizobium). 3. Zellen zu geraden Fäden verbunden, die, wenn sie kurz und dünn, stäbchenförmig sind, Bacillus, wenn sie lang, fadenförmig, Leptothrix (Fig. 286 *B*), Beggiatoa, Crenothrix, heißen. 4. Fäden, die durch falsche Astbildung, wie bei den Spaltalgen, verzweigt sind, heißen Cladothrix. 5. Fäden wellig gebogen (Vibrio) oder spiralförmig gewunden (Spirillum, Fig. 286, *C* und *D*) oder flexile Spiralfäden bildend (Spirochaete).

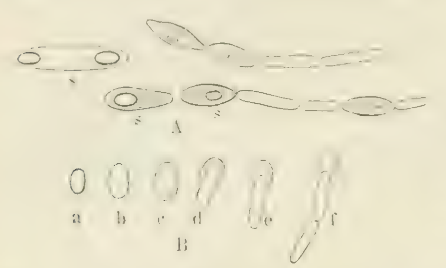


Fig. 285. Buttersäure-Gährungspilz (Clostridium butyricum). *A* Sporenbildung, wo einzelne angeschwollene Zellen *s* Endosporen bilden. *B* frei gewordene und keimende Sporen, *a*—*f* auf einander folgende Stadien der Keimung, wobei ein neuer Faden sich entwickelt. 1020fach vergrößert. Nach Prazmowski.

Bezüglich der Selbständigkeit dieser Formen vertrat Cohn die Ansicht, dass dieselben als distincte Gattungen zu betrachten seien, deren jede wieder ihre einzelnen Arten habe. Es steht aber jetzt fest, dass ein und dieselbe Art je nach ihrem Entwickelungsstadium als Micrococcus, Bacterium, Bacillus, Leptothrix, Cladothrix etc. auftreten kann. Dies wurde schon durch einige Angaben Cienkowski's, besonders aber durch die Beobachtungen Zopf's festgestellt und ist seitdem auch weiterhin bestätigt gefunden worden. Es fragt sich nur noch, ob dieser Polymorphismus allgemein für alle Arten von Bakterien gilt oder nur auf einige beschränkt ist. Jedenfalls gelten für die Artbegrenzung dieser Organismen andere Principien, als man

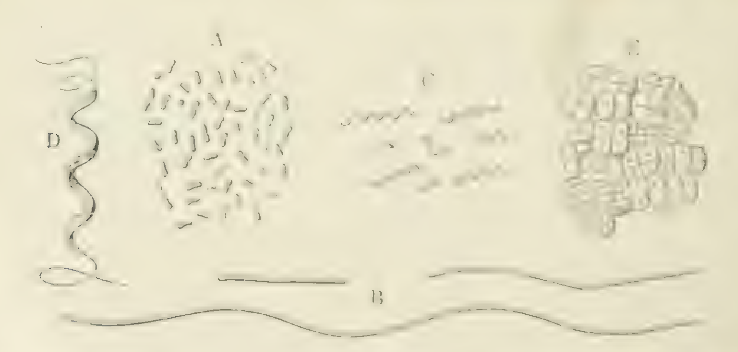


Fig. 286. Die wichtigsten Formen der Spaltpilze. *A* Bacterium. *B* Bacillus und Leptothrix. *C* Spirillum tenue. *D* Spirillum volutans mit einer Cilie an beiden Enden. *E* Sarcina ventriculi. Alle bei starker Vergrößerung.

früher annahm, und die Ansicht mancher Autoren, dass nicht die morphologischen, sondern die physiologischen Eigenschaften, d. h. die specifischen Wirkungen der Bakterien auf ihr Substrat (I., S. 505) die Artcharaktere abgeben, hat dadurch an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Die Keime der Spaltpilze gelangen nach dem Eintrocknen des Substrates mit dem Staub in die Luft und werden durch Strömungen derselben weiter geführt. Bei ihrer außerordentlichen Kleinheit ist daher ihre Verbreitung in der Natur eine leichte und allgemeine. Die Spaltpilze müssen wegen des völligen Mangels an Chlorophyll mit organischem Nährstoff sich ernähren, sie bewohnen daher feuchte Oberflächen von organischen Körpern oder Flüssigkeiten, welche organische Stoffe gelost enthalten, oder sie sind Parasiten und bewohnen höhere lebende Wesen. Die meisten bringen dabei ganz bestimmte Veränderungen an ihrem Substrate hervor und werden darnach charakterisirt als: 1. zymogene, indem die meisten der auf leblosen Substraten vorkommenden eigenthümliche Gährungen in denselben veranlassen (die wir I., S. 509 besprochen haben), 2. chromogene, indem manche die Bildung eigenthümlicher Farbstoffe bedingen (I., S. 511), 3. pathogene, indem die parasitären Spaltpilze bestimmte Krankheiten an ihren Wirthen verursachen (die ansteckenden Krankheiten der Menschen und Thiere), 4. symbiotische, die als gutartige Parasiten auf die Ernährung und Entwickelung ihrer Nährpflanzen fördernd wirken (Rhizobium leguminosarum, I., S. 268).

Literatur. EHRENBERG, Die Infusionsthierchen. Leipzig 1838. — DUJARDIN, Histoire naturelle des Zoophytes. Paris 1841. — COHN, Ueber die Entwickelungsgeschichte mikroskopischer Algen und Pilze. Nova Acta Acad. Leop. Carol. 1853. — Untersuchungen über Bakterien. Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. I. 2. u. 3. Heft. II. Bd. 2. Heft. — HOFFMANN, Ueber Bakterien. Botanische Zeitg. 1869. Nr. 15. — KOCH, Die Aetiologie der Milzbrandkrankheit. COHN's Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. II. Bd. 2. Heft. — CIENKOWSKY, Zur Morphologie der Bakterien. Mémoires de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. 1877. — VAN TIEGHEM, Sur le Bacillus Amylobacter. Bull. de la soc. bot. de France. 1877. — NÄGELI, Die niedern Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten. München 1877. — PRAZMOWSKY, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten. Leipzig 1880. — Sporenbildung bei den Bakterien. Verhandl. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau. Mathem. naturw. Sektion. 1888. pag. 35. — ZOPF, Ueber den genetischen Zusammenhang von Spaltpilzformen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1881. pag. 277. — Die Spaltpilze, in SCHENK, Handbuch d. Botanik. Breslau 1883. — KLEIN, Botanische Bakterienstudien. Centralbl. f. Bakt. 1889. Nr. 12 und Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 57. Außerdem I., S. 512.

III. Unterabtheilung.

Peridinea (Dinoflagellata).

§ 116. Einzellige Pflanzen mit nacktem oder von einer Zellhaut umgebenem Protoplasma, meist mit bräunlichen Chromatophoren, und meist durch zwei lange Cilien beweglich. Vermehrung ungeschlechtlich durch Theilung.

Mikroskopisch kleine Zellen mit verschiedenartig organisirter Bauch- und Rückenseite und mit einer Querfurche, welche einen vorderen und hinteren Theil scheidet (Fig. 287); die Cilien entspringen auf der Bauchseite, die eine ist eine Längsgeißel, die andere eine die Bewegung hauptsächlich vermittelnde Quergeißel, die in der Querfurche eingeschlossen ist; die mit Rotation verbundene Vorwärtsbewegung wird durch das Licht beeinflusst. Die Zellen besitzen einen Zellkern, radial stehende scheibenförmige braune Chromatophoren, sowie einen rothen Augenpunkt, wie viele Algen, ebenso Stärkekörner und Oel. Der braune Farbstoff ist dem Diatomin der Diatomaceen (S. 71) ähnlich, aber nach SCHÜTT nicht gleich; er enthält außer Chlorophyll

einen wasserlöslichen braunrothen Farbstoff Phycopyrrin und einen unlöslichen, aber in Alkohol löslichen portweinrothen (Peridinin). Bei der Theilung zieht sich das Protoplasma von der Zellhaut zurück, schnürt sich schief zur Längsaxe in zwei Tochterzellen von einander, die sich mit einer anfangs zarten Zellhaut umgeben und eine schleimige Masse abscheiden, durch deren Quellung die alte Zellhaut gesprengt und die Tochterzellen befreit werden (Fig. 287 *C*, *D*). Es giebt auch stärke- und ölreiche Dauerzustände, welche Austrocknung vertragen. Schon von früheren Forschern, besonders durch die neueren Beobachtungen SCHILLING's ist festgestellt, dass bei einigen Peridineen thierische Ernährung stattfindet, und zwar bei solchen, welche der Chromatophoren entbehren, also der Kohlensäure-Assimilation unfähig sind. Besonders betrifft dies nackte Formen, welche zu jenem Zwecke vorübergehend in einen bewegungslosen Zustand übergehen, indem sie die Form einer Amöbe annehmen, die nun mit ihren ausgesendeten Protoplasmafäden fremde Körper, besonders Algen, in ihren Körper hineinzieht, in welchem dieselben verdaut werden und woraus das Unverdaute zu späterer Zeit wieder ausgestoßen wird. Die Peridineen stehen also auf der Grenze des Thier- und Pflanzenreiches, auf jener Seite schließen sie sich den mit entschieden thierischer Ernährungsweise begabten Flagellaten, auf dieser den Diatomaceen an. Meistens auf hohem Meere, einige auch im süßen Wasser.

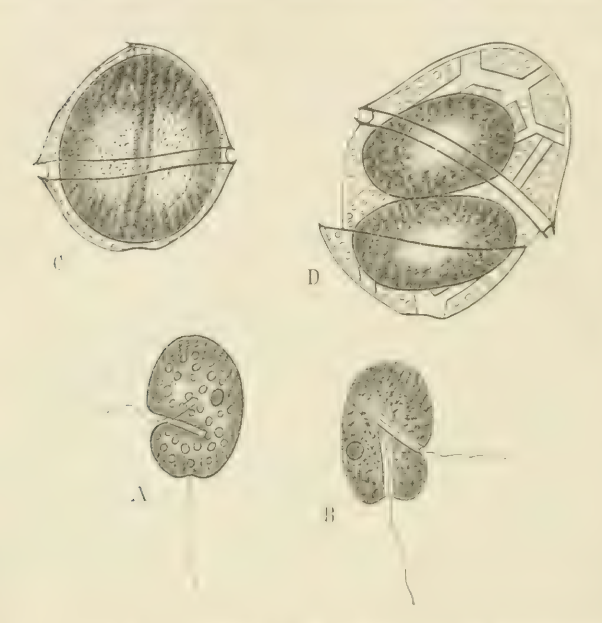


Fig. 287. *A* Hemidinium nasutum in der Rücken-, *B* in der Bauchansicht, die Furchen und die Cilien zeigend. Der rothe Augenpunkt und die [illegible] Chromatophoren sind dunkler gehalten. *C* Peridinium tabulatum, in Theilung begriffen, *D* während des Austrittes der Tochterzellen. 400fach vergrößert. Nach KLEBS.

Literatur. KLEBS, Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuch. aus d. botan. Inst. Tübingen I. 2. Heft 1883. pag. 233. — Botan. Zeitg. 1884. pag. 721. — BÜTSCHLI, Protozoa. Leipzig 1883 bis 1885. — POUCHET, Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. par Robin et Pouchet. XXI. pag. 28. — SCHÜTT, Sporenbildung mariner Peridineen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. V. 1887. pag. 364. — Peridineenfarbstoffe. Daselbst VIII. 1890. pag. 9. — SCHILLING, Thierische Lebensweise einiger Peridineen. Daselbst IX. 1891. pag. 199.

IV. Unterabtheilung.

Diatomaceae, Bacillariaceae.

§ 117. Einzellige Pflanzen mit Chromatophoren, welche nicht reines, sondern mit Phycoxanthin (I., S. 645) gemengtes Chlorophyll (Diatomin) besitzen, daher von brauner oder gelber Farbe. Membran mit Kieseleinlagerung, aus zwei schachtelartig übereinandergreifenden symmetrischen Theilen bestehend. Vermehrung durch Theilung, wobei die beiden Hälften zu den Tochterzellen werden; demzufolge allmähliche Abnahme der Größe des einen Theiles der Individuen. Die Wiederherstellung der ursprünglichen Größe erfolgt durch die Bildung der Auxosporen, die entweder durch unmittelbares Wachsen der Zellen oder durch Copulation des Protoplasmas zweier Individuen entstehen.

Die Diatomaceenzellen sind mikroskopisch klein; sie leben entweder einzeln und diese zeigen meist gleitende Bewegung (I., S. 293) oder sie bleiben zu Fäden oder Tafeln verbunden; manche sind in Gallerte eingebettet oder sitzen auf langen gallertartigen Stielen; nach Klebs ist es wahrscheinlich, dass die letzteren kein Aufquellungsproduct der Membran, sondern eine Ausscheidung des Protoplasmas durch die Membran hindurch sind. Der Chromatophor hat meist die Form einer Platte von verschiedener Gestalt. Auch ist im Protoplasma der Zelle ein Zellkern nachgewiesen, der sich bei der Zelltheilung theilt. Die Membran der Diatomaceen ist durch ihre regelmäßige Structur ausgezeichnet, an welcher die Cellulose und die Kieselsäure gleichmäßig Theil haben. Es finden sich oft Verdickungen der Membran in Form einer Längs- oder einer Querbinde und in Form eines Knotens auf der Mitte oder an den Enden der Zelle. Außerdem zeigt die Membran eine nur mit den besseren Mikroskopen erkennbare sehr feine Zeichnung in Gestalt eines über die ganze Oberfläche sich erstreckenden Systemes sehr feiner sich kreuzender schiefer Streifen; nach O. Müller beruht diese Structur darauf, dass zwischen einer äußeren und einer inneren Lamelle der Zellhaut ein System hohler Kammern vorhanden ist, welches von Netzleisten zwischen den beiden Lamellen gebildet wird; die Kammern sollen nach außen, möglicherweise auch nach innen geöffnet sein; doch sind die Beobachter darüber getheilter Meinung. In den Knoten von Pinnularia soll nach O. Müller ein Verbindungskanal zwischen dem Innenraum der Zelle und der Oberfläche vorhanden sein, durch welchen das Protoplasma nach außen hervortreten könne.

Eine Folge der eigenthümlichen Zelltheilung ist, dass die Diatomaceenzelle aus zwei ungleichalterigen und etwas ungleichgroßen Hälften besteht, deren größere wie ein Schachteldeckel über die kleinere übergreift. Die beiden Hälften heißen die Schalen, die einander umschließenden Ränder die Gürtelbänder. Die beiden gegenüberliegenden Seiten, die der Ebene des Gürtelbandes parallel sind, und mit welchen also die Individuen, wenn sie vereinigt bleiben, aneinander liegen, nennt man die Hauptseiten, die beiden anderen, welche jene beiderseits verbinden, die Nebenseiten. Bei der Theilung setzt sich die Scheidewand an der Grenze der Gürtelbänder an; nach Zerfall in die Tochterzellen ergänzt sich nun jede Hälfte durch Wachsthum wieder zu einem vollständigen Individuum: es entsteht an jeder ein neues Schalenstück und ein neues Gürtelband, wobei das letztere stets in dasjenige der alten Zellhauthälfte eingeschoben ist, so dass also jede neue Zellhauthälfte entsprechend kürzer ist als die zugehörige ältere. Selbstverständlich muss daher die eine Reihe der Tochterzellen mit jeder neuen Theilung kleinere Individuen liefern.

Haben sie ein gewisses Minimum der Größe erreicht, so werden nach Pfitzer plötzlich wieder große Zellen, die Auxosporen, gebildet. Betreffs dieser Bildung lassen sich nach Pfitzer und Schmitz bis jetzt folgende fünf verschiedene Typen unterscheiden, von denen die einen ungeschlechtlich, die anderen geschlechtlich sind: 1. Die Zelle verjüngt sich einfach, indem sie die beiden Schalen abwirft und sich durch Wachsthum vergrößert, worauf sie sich mit neuen Schalen umgiebt (Fig. 288); 2. die Zelle theilt sich zunächst in zwei membranlose Tochterzellen, deren jede dann nach der vorigen Weise zu einer Auxospore heranwächst und sich ausbildet; 3. zwei getrennte Individuen legen sich nebeneinander, von gemeinsamer Gallerte umschlossen, jede wird, ohne mit der anderen zu copuliren, zu einer Auxospore; 4. zwei Individuen legen sich nebeneinander, ihr Protoplasma vereinigt sich nach Abwerfung der Schalen ihrer Mutterzellen zu einer einzigen Protoplasmamasse, welche zur Auxospore sich ausbildet (Fig. 289). Hier kommt die letztere also durch Copulation zweier Gameten zu Stande und ist deshalb als Zygospore zu bezeichnen; 5. zwei von gemeinsamer Gallerthülle umgebene Individuen werfen ihre Schalen ab und theilen sich der Quere nach in zwei nackte Tochterzellen; je zwei gegenüberliegende der letzteren copuliren alsdann zu einer Zelle, die zur Auxospore wird. Es fragt sich, in wieweit die erstgenannten asexuellen Formen, die noch nicht mit Sexualität begabten niedrigsten Stufen dieser Pflanzenreihe darstellen oder als apogame Rückbildungen aus der Zygosporenbildung abzuleiten sind. — Etwa 2000 Arten in süßem und salzigem Wasser sowie viele fossile Arten, die bisweilen mächtige Ablagerungen bilden (Kieselguhr, Diatomaceenerde).

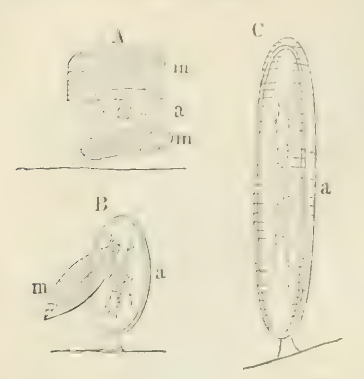


Fig. 288. Achnanthes subsessilis. Bildung einer Auxospore *a* durch Auseinanderschieben und Abwerfen der Schalen *mm* der Mutterzelle in *A* und *B*; in *C* ist die Auxospore bedeutend gewachsen und bereits mit neuen Schalen umkleidet. 360fach vergrößert. Nach Lüders.



Fig. 289. Coconeïs pediculus. Bildung einer Auxospore durch Copulation des Inhaltes zweier beisammen liegender Mutterzellen; *a* Aufspalten der Schalen, *b* Copulation der beiden Inhalte, *c* die fertige große Auxospore zwischen den leeren Mutterzellenschalen. 360fach vergrößert. Nach Lüders.

Literatur. Lüders, Botan. Zeitg. 1862. Nr. 7. — Flögel, Schulze's Arch. f. mikrosk. Anatomie 1870. pag. 472. — Otto Müller, Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde in Berlin 17. Oct. 1871. — Daselbst 1881. pag. 3. — Die Zellhaut und das Gesetz der Zelltheilungsfolge von Melosira. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1883. pag. 232. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1889. pag. 169. — Weiss, Bau und Structur der Diatomaceen, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 9. Febr. 1871. — Pfitzer, Hanstein's Botan. Abhandl. Bonn 1871. — Schmitz, Botan. Zeitg. 1872. Nr. 14. u. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Halle 9. Juni 1877. — Schaarschmidt, Beiträge zur näheren Kenntniss der Theilung von Synedra Ulna. Klausenburg 1883. — Prinz und van Ermengem, Recherches sur la structure de quelques Diatomées etc. Ann. de la soc. belge de Microscopie. VIII. 1883. — Deby, Journ. de Microgr. X. 1886. pag. 416. — Klebs, Organisation der Gallerte bei einigen Algen etc. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen II. 1886. pag. 333.

V. Unterabtheilung.

Algae (Gamophyceae), Algen.

§ 118. Ein- oder mehrzellige Pflanzen mit Zellkernen und rein chlorophyllgrünen oder durch beigemengte andere Farbstoffe bräunlichen oder röthlichen Chromatophoren. Fortpflanzung außer auf ungeschlechtlichem Wege meistens auch geschlechtlich in je nach Klassen verschiedenen Formen. Vorwiegend Wasserbewohner.

§ 119. 1. Klasse. **Conjugatae.** Einzellige Pflanzen ohne Kieseleinlagerung in der Membran, mit reinem Chlorophyll an Chromatophoren, welche wandständige Spiralbänder, axile Platten oder strahlige Körper bilden (I., S. 34). Vermehrung durch Zelltheilung, welche stets in der gleichen Richtung erfolgt; die Individuen daher zu Fäden verbunden oder einzeln lebend. Schwärmsporen fehlen. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Copulation, indem die Protoplasmakörper zweier gewöhnlicher Zellen, die dann als Gameten, oder weil sie eben keine Schwärmzellen sind, als Aplanogameten bezeichnet werden, unmittelbar verschmelzen zu einer Zygospore.

1. Familie. Desmidiaceae. Mikroskopisch kleine Algen, welche den Diatomaceen insofern verwandt sind, als die Zelle aus zwei symmetrischen Hälften besteht, die in der Regel durch eine tiefe Einschnürung getrennt sind, und als die Zelltheilung so erfolgt, dass die auftretende Scheidewand die beiden Zellhälften scheidet, worauf die verloren gegangene Hälfte durch Neubildung wieder ersetzt wird (vergl. Fig. 290, S. 74). Die Membran besteht meist aus zwei Schalen, welche in der Mittellinie zwischen den beiden Zellhälften übereinandergreifen und beim Eintritt der Zelltheilung auseinanderweichen. Sehr häufig sind die Zellen von einer Gallerthülle umgeben, welche zuerst Klebs als kein Aufquellungsproduct der Zellhaut, wofür sie bis dahin gehalten wurde, sondern wahrscheinlich als eine Ausscheidung des Protoplasmas durch die junge Zellhaut hindurch erklärte. In der Membran fast aller Desmidiaceen hat nun Hauptfleisch bestimmt angeordnete feine Poren entdeckt, durch welche fadenförmige köpfchenartig verdickte Protoplasmafortsätze sich nach außen erstrecken. Von letzteren geht die Bildung der Gallerte aus, welche diese Fortsätze überdeckt und oft zu einer vollständigen Hülle um die Zelle zusammenschließt. Ueber Bewegungserscheinungen dieser Algen vergl. I., S. 294. Behufs der Copulation legen sich nach de Bary die Individuen paarweise in gekreuzter Stellung mit ihren Breitseiten aneinander; aus der Mitte der beiden Zellen wächst die innere Zellhautschicht, indem die derbe Außenschicht geplatzt ist, als eine halbkugelige Blase hervor; beide Blasen verwachsen mit einander, lösen das trennende Stück ihrer Membran auf, und die Inhalte beider Zellen vereinigen sich in der Blase zu einem sich abrundenden Protoplasmakörper (Fig. 290, *I* und *II*); letzterer wird dann zur Zygospore, indem er sich mit einer Haut umhüllt, welche zur Reifezeit oft mehrschichtig und manchmal in stachelartige Fortsätze ausgewachsen ist (Fig. 290 *III*). Nach Klebahn findet dabei auch eine Verschmelzung der Chromatophoren, aber auch eine Neubildung derselben sowie der Stärkeherde oder Pyrenoide (I., S. 40) durch Theilung statt; besonders auffallend aber ist die späte Verschmelzung der Kerne der beiden Zellen, welche erst nach Vollendung der über ein halbes Jahr währenden Ruheperiode der Zygospore eintritt. Die Stärkekörner der copulirten Zelle verwandeln sich in der Zygo-

spore in fettes Oel. Nach einer Ruheperiode keimen die Zygosporen, indem die Innenhaut durch einen Riss der äußeren Schalen hervortritt und eine kugelige Zelle darstellt, deren Inhalt dann in zwei Hälften zerfällt, worauf jede Hälfte durch eine Einschnürung zu einer symmetrisch halbirten Desmidiaceenzelle sich ausgestaltet, so jedoch, dass die beiden eingeschnürten Keimzellen in der Mutterzelle gekreuzt liegen (Fig. 290, VII); nach Auflösung der Mutterzellhaut treten sie auseinander. — 600—700 Arten, nur im süßen Wasser, besonders in Torfsümpfen.

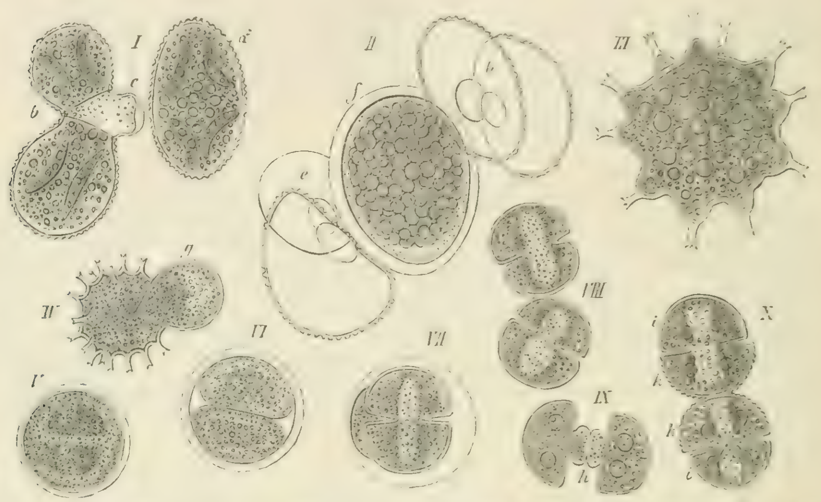


Fig. 290. Cosmarium Botrytis. *I* Zwei Individuen, von denen das eine den Copulationsschlauch gegen das andere zu treiben beginnt. *II* Vollendung der Copulation; der vereinigte Protoplasmakörper von einer zarten gallertartigen Haut umgeben (*f*), neben ihm liegen die entleerten Zellhäute (*c* und *b*). *III* Die reife Zygospore mit den stacheligen Fortsätzen der Zellhaut. *IV* Die keimende Zygospore, *g* die hervortretende kugelförmige Zelle. *V* Die letztere weiter herangewachsen, in *VI* sich theilend und in *VII* die beiden gekreuzt liegenden eingeschnürten Keimzellen bildend. *VIII* Zwei fertige Keimzellen mit glatter Haut. *IX* Die Zelltheilung und die Restaurirung der beiden Zellhälften: Die engste Stelle der Einschnürung verlängert sich etwas, wodurch die beiden Hälften der Zelle aus einander gerückt erscheinen. Die Haut des Verbindungsstückes ist eine Fortsetzung der Innenhautschicht der Zellhälften. In dem Verbindungsstück erscheint eine Querwand, welche sich in zwei Lamellen spaltet, die sich gegen einander vorwölben. Jeder der gewölbten Auswüchse nimmt die Form einer Zellhälfte an. Daraus entsteht *X*, wo *i i* die glatthäutigen alten, *kk* die rauhhäutigen neuen Zellhälften darstellen. In jeder Zellhälfte sieht man zwei Stärkekörper und acht Chlorophyllplatten. *I—III* 390mal vergrößert, *IV—X* 190mal vergrößert. Nach DE BARY.

2. Familie. Zygnemaceae. Zellen cylindrisch, zu unverzweigten, langen Fäden verbunden, stets rechtwinklig zur Fadenaxe sich theilend, wodurch die Fäden sich verlängern. Die Zellen sind von einer Gallerthülle überzogen, die nach der bisherigen Annahme für ein Aufquellungsproduct der Zellhaut galt, die jedoch KLEBS als eine Ausscheidung des Protoplasmas durch die junge Zellhaut, wie bei den Desmidiaceen, betrachtet wissen will. Zum Zweck der Copulation legen sich die Fäden longitudinal zusammen, worauf die meisten der sich gegenüberliegenden Gliederzellen zweier Fäden Copulationsfortsätze gegeneinander treiben, bis diese sich berühren und durch Auflösung der Berührungsstelle der Wand der Copulationsschlauch gebildet wird (Fig. 291). Dann contrahiren sich die Protoplasmakörper der beiden Zellen, der eine gleitet durch den Kanal zum anderen hinüber und verschmilzt mit ihm zu der gerundeten Zygospore, die im reifen Zustande mit einer geschichteten Membran umgeben ist, welche frei in der weiten, sonst leeren Mutterzellhaut liegen bleibt (Fig. 292), um nach längerer Ruheperiode zu keimen. Das Letztere geschieht, indem die Zygospore unter Abstreifung ihrer äußeren Zellhautschicht zu einem neuen Faden unter Zelltheilungen auswächst. Während die Copulation in der beschriebenen Form für Spirogyra

zutrifft, geschieht sie bei Mougeotia und Sirogonium dadurch, dass die Zellen unter Annahme gegeneinander gerichteter Kniebiegungen unmittelbar in Berührung kommen. bei Mesocarpus, indem der Copulationsschlauch in seiner Mitte eine bauchige Erweiterung bekommt, in welcher die Zygospore gebildet wird, und bei Rhynchonema und Pleurocarpus, indem zwei aneinandergrenzende Zellen eines und desselben Fadens durch einen auswendig von einer Zelle zur andern gehenden Copulationsschlauch sich verbinden. In einigen Fällen ist beobachtet worden, dass solche Dauerzellen auch parthenogenetisch, also ohne Copulation nur von **einer** Zelle gebildet werden (Aplanosporen). Bei Mesocarpus, Zygnema und Zygogonium können die Zellen des Fadens unter Erfüllung mit Reservestoffen und Verdickung der Membran direct in Dauerzellen, sogenannte **Akineten** übergehen. — Ueber 100 Arten im Süßwasser und Brackwasser.

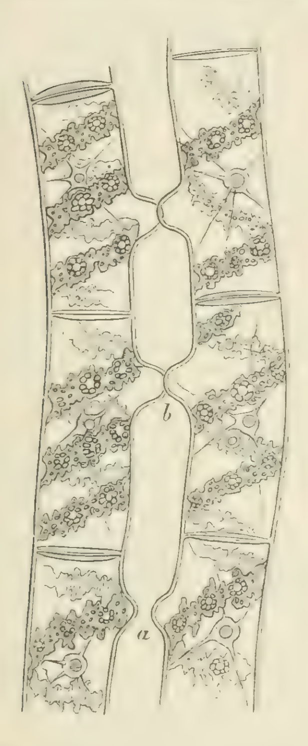


Fig. 291. Spirogyra longata. Einige Zellen zweier zur Copulation sich vorbereitender Fäden, die bei *a* und *b* die Ausstülpungen bilden, aus denen die Copulationsschläuche werden. In den Zellen sieht man die spiraligen Chlorophyllbänder, in denselben die Stärkeherde oder Pyrenoide mit den kranzartig angeordneten Stärkekörnchen (I., S. 34) und in der Mitte die Zelle den an Protoplasmafäden aufgehängten Zellkern. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

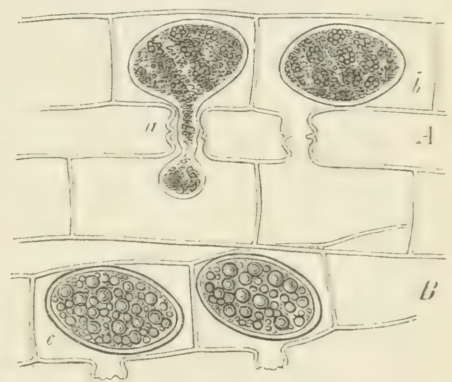


Fig. 292. Spirogyra longata. *A* in Copulation begriffene Zellen, wo bei *a* der Protoplasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere Zelle schlüpft; bei *b* ist dies geschehen; das Chlorophyllband sammt den Stärkekörnern ist noch theilweise zu erkennen. *c* fertige Zygosporen mit dicker Haut und zahlreichen Oeltropfen im Protoplasma. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

Literatur. NÄGELI, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. — DE BARY, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858. — KLEBS, Organisation der Gallerte bei einigen Algen etc. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen II. 1886. pag. 333. — KLEBAHN, Studien über Zygoten. PRINGSHEIM's Jahrb. für wiss. Bot. XXII. 1891 pag. 415. — HAUPTFLEISCH, Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Greifswald 1888. — WILLE, in ENGLER und PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien. I. 2. pag. 1. Leipzig 1891.

§ 120. 2. Klasse. **Chlorophyceae** oder **Chlorophyllaceae.** Einzellige oder mehrzellige Individuen mit reinem Chlorophyll. Vermehrung meist durch **Schwärmsporen** oder **Zoosporen**, welche entweder ungeschlechtlicher Natur sind oder **Gameten** darstellen, welche

paarweise copuliren zu Gametosporen: bei manchen treten auch bereits differente Geschlechtsorgane auf, nämlich Spermatozoiden, welche die weiblichen Zellen, Oosphären, befruchten, die dadurch zu Oosporen werden. Außerdem kommt bei manchen eine Bildung von Dauerzellen vor, die nach einer Ruheperiode wieder keimen; sie entstehen aus vegetativen Zellen, entweder indem die Zelle selbst ihre Membran verdickt und ihren Inhalt mit Reservestoffen erfüllt Akineten oder indem der Inhalt sich zusammenzieht und mit einer neuen Zellhaut sich umgiebt (Aplanosporen).

1. Unterklasse. **Protococcales.** Einzellige apolare Formen, d. h. die Zellen ohne Spitzenwachsthum, von rundlicher Form, einzeln oder zu Colonien vereinigt, die Individuen sowie die Colonien entweder ruhend oder schwärmend beweglich.

1. Familie. Pleurococcaceae. Mikroskopisch kleine Algen, deren rundliche oder längliche Zellen nur durch vegetative Theilung sich vermehren, keine Schwärmsporen und keine sexuellen Zellen besitzen und meist in Colonien vereinigt sind, welche durch die Zelltheilungen wachsen und entweder krümelige oder gallertige Massen darstellen. Etwa 50 Arten, die im süßen Wasser oder an feuchten Orten an der Luft leben, manche auch als Gonidien in Flechten.

2. Familie. Tetrasporaceae und 3. Familie Chlorosphaeraceae. Wie die vorigen, aber außer den vegetativen Zelltheilungen kommt auch Schwärmsporenbildung vor. Süßwasseralgen.

4. Familie Protococcaceae. Von den vorigen dadurch verschieden, dass die Zellen sich nicht durch Zweitheilung vermehren, daher meist einzeln leben und keine Colonien bilden, wohl aber Zoosporen erzeugen, indem ihr Protoplasma gänzlich in eine Anzahl solcher sich umwandelt, die dann mit zwei Cilien versehen sind und, nachdem sie einige Zeit geschwärmt haben, sich abrunden und mit einer neuen Membran umgeben wieder ein ruhendes Individuum darstellen. In einigen Fällen sind diese Zoosporen Gameten, die sich paaren und erst dadurch entwicklungsfähig werden. So hat Klebs an dem in den Intercellularräumen von Lemna trisulca lebenden Chlorochytrium beobachtet, dass die Zoosporen noch in der Gallertblase, in welcher sie aus der Mutterzelle hervortreten, paarweise copuliren; die so gebildeten Zygozoosporen oder Gametosporen gelangen ins Freie und sind mit vier Cilien versehen. Bei dem in Lysimachia, Ajuga etc. lebenden Phyllobium sind die Zoosporen sogar schon von zweierlei Form: es tritt der Unterschied kleiner männlicher und größerer weiblicher Schwärmer hervor, die gegenseitig copuliren und wobei die Gametospore nur zwei Cilien hat, da der kleine Gamet sammt seinen Cilien mit dem großen verschmilzt. Behufs Ueberwinterung werden die Individuen zu Dauerzellen. Meistens geschieht dies, indem die Zellen ihre Membran verdicken und sich mit Reservestoffen erfüllen, also zu Akineten werden. Bei Phyllobium sind die Dauerzellen als Aplanosporen zu bezeichnen, weil der Inhalt sich zu einer runden Zelle zusammenzieht, die sich mit einer neuen Membran umgiebt. — Etwa 90 Arten im süßen Wasser und auf feuchter Erde oder als Gonidien in Flechten oder als Einmiether in höheren Pflanzen (I., S. 274).

5. Familie. Hydrodictyaceae. Die Individuen zeigen ebenfalls keine vegetative Zweitheilung, sondern Zerfall des Protoplasmas in eine größere Anzahl nackter Tochterzellen, welche innerhalb der Mutterzellen umherschwärmen. Das Charakteristische dieser Algen besteht aber darin, dass diese getrennten Zellen sich zu einer Colonie, einem Coenobium mit einander vereinigen, welches jedoch nicht wie bei der folgenden Familie beweglich ist. Die Bildung dieser Cönobien wird z. B. aus der beistehenden auf Pediastrum bezüglichen Figur 293 deutlich werden. — Bei Hydrodictyon utriculatum besteht die erwachsene Pflanze, das Coenobium, aus einem

sackartig geformten, mehrere Centimeter langen Netz; dieses wird gebildet von sehr vielen cylindrischen Zellen, welche mit ihren Enden so verwachsen sind, dass sie vier- bis sechseckige Maschen bilden. Innerhalb einer jeden Zelle zerfällt das grüne Protoplasma unter entsprechender Vermehrung der Zellkerne durch Theilung in 7000 bis 20 000 Schwärmer, welche noch in der Mutterzellhaut zu einem neuen kleinen hohlsackartigen Coenobium sich gruppiren, so dass bei ihrer Streckung wieder ein Netz von der früheren Form entsteht, welches nach Auflösung der Mutterzellhaut durch Wachsthum wieder die Größe der Mutterpflanze erreicht. In anderen Zellen eines reifen Netzes zerfällt der Inhalt auf die gleiche Weise in 30 000 bis 100 000 kleine Schwärmer, welche die Mutterzelle sofort verlassen und während des Ausschlüpfens copuliren, also Gameten sind. Die daraus entstehenden Zygosporen schwärmen noch eine Zeit lang, umgeben sich aber dann mit fester Haut und können so einen mehrmonatlichen Ruhezustand durchmachen. Diese Dauerzellen wachsen beim Keimen und nehmen eine eigenthümliche polyedrische Form an, der Inhalt zerfällt abermals in Schwärmzellen, welche in einer aus der Mutterzelle hervorgetretenen Gallerthülle zu einem kleinen aus 200 bis 300 Zellen bestehenden Netze sich gruppiren. Auch bei Pediastrum hat man neuerdings kleine Schwärmsporen, die den Charakter von Gameten haben, gefunden. — 36 Arten im süßen Wasser.

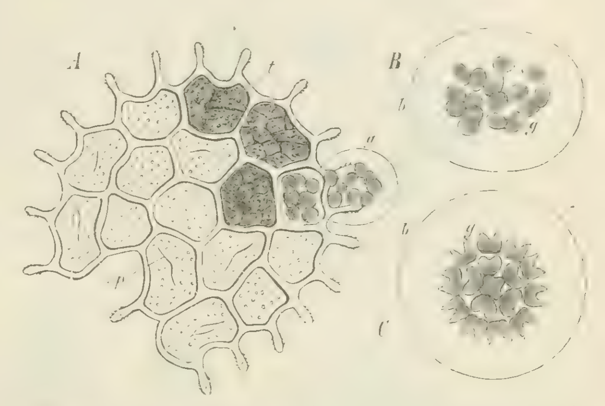


Fig. 293. Pediastrum granulatum. *A* ein aus verwachsenen Zellen bestehendes scheibenformiges Coenobium. Bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle sammt den durch Theilung des grünen Protoplasmas entstandenen Tochterzellen hervor; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut *b*, stark erweitert, mit den in lebhaft wimmelnder Bewegung begriffenen Tochterzellen *g*. Letztere sind in *C* nach $4^1/_2$ Stunde, nachdem sie zur Ruhe gekommen, zu einen neuen Coenobium geordnet, welches bereits anfängt, sich zu einem solchen wie in *A* auszubilden. 400fach vergrößert. Nach A. Braun.

6. Familie. Volvocaceae. Von der vorigen Familie ist diese hauptsächlich dadurch unterschieden, dass die Cönobien selbst activ beweglich sind. Diese Cönobien, in denen die Zellen in Schleimhüllen vereinigt sind, stellen entweder Hohlkugeln (Volvox, Eudorina) oder viereckige Tafeln (Gonium) dar. Die Zellen sind, obgleich von Zellhaut umgeben, doch frei beweglich, indem jede Zelle zwei lange Cilien besitzt, welche durch die Zellhaut ins Freie hinausragen; durch die gemeinschaftliche Anstrengung der aus der gemeinsamen Hülle hervorragenden Cilien sämmtlicher Einzelzellen wird das ganze Coenobium in drehende und wälzende Bewegung versetzt. Die Zellen sind meist eiförmig, am vorderen farblosen Theile mit zwei bis fünf Cilien versehen; sie haben einen deutlichen Zellkern, meist am vorderen Ende eine oder zwei pulsirende Vacuolen und an einer Stelle ihrer Peripherie einen rothen Punkt sogenannten Augenpunkt . Zu einer weitgehenden Differenzirung aber schreiten hier bereits die Sexualzellen fort.

Bei den einfachsten Formen (Chlamydomonas) leben die schwärmenden Zellen vereinzelt. Nach den nicht ganz übereinstimmenden Beobachtungen von Rostafinski und Goroshankin theilen sich die schwärmenden Zellen dieser Gattung in Gametosporen, welche an Größe verschieden sind, die großen und die kleinen paaren sich und die dadurch entstandenen Zygosporen kommen zur Ruhe, wachsen und gehen

in einen Dauerzustand über; bei ihrer Keimung sollen sie durch wiederholte Theilungen ruhende unbewegliche Colonien bilden (Palmella-Stadium), welche mit Pleurococcusformen identisch sein sollen, so dass es fraglich wird, inwieweit die Familie der Pleurococcaceae (S. 76) selbständig ist.

Unter den schwärmende Cönobien bildenden Formen ist bei Pandorina Morum (Fig. 294) zuerst von PRINGSHEIM der Entwickelungsgang vollständig beobachtet und das erste Beispiel einer Paarung von Schwärmsporen entdeckt worden. In dem aus

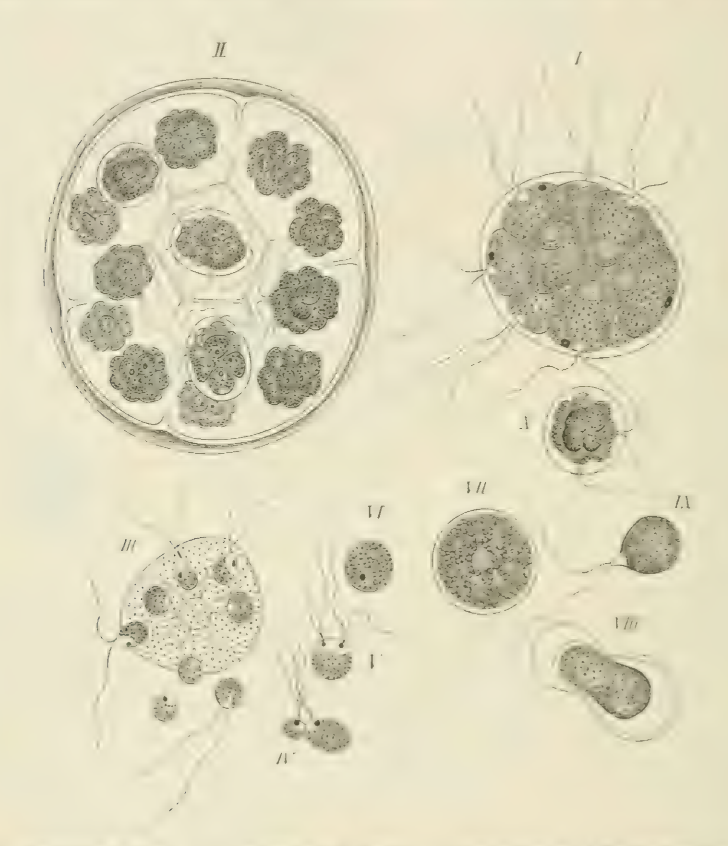


Fig. 294. Pandorina Morum. *I* eine schwärmende Familie, *II* eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt, *III* eine geschlechtliche Familie, deren Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV*, *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine erwachsene Zygospore; *VIII* der Inhalt einer Zygospore bildet sich zu einer großen Schwärmzelle aus; *IX* dieselbe frei, *X* daraus entstandene junge Familie. Nach PRINGSHEIM.

16 Zellen bestehenden Coenobium zerfällt jede Zelle abermals in 16 kleinere, die sich zu einem neuen Coenobium gruppiren; die 16 Tochterfamilien werden durch Auflösung der Gallerthülle der Mutter frei und jede einzelne wächst wieder zur ursprünglichen Größe des Coenobiums heran. Vor dem Geschlechtsakte lösen sich die schwärmenden Familien auf; die frei werdenden Schwärmer sind am Hinterende gerundet, grün, am vorderen die beiden Cilien tragenden spitz, hyalin und mit einem rothen Punkt versehen. In dem Gewimmel verschieden großer Schwärmer sieht man solche, die sich einander paarweis nähern und mit ihren Spitzen zusammentreffend allmählich mit einander verschmelzen. Dann verschwinden bald die Cilien, die Zygospore ist kugelig, von einer Zellhaut umgeben und verändert ihre

grüne Farbe in Ziegelroth. So stellt sie eine Dauerzelle dar, die nach Eintrocknung in Wasser gebracht keimt, indem der Inhalt als eine oder zwei bis drei große Schwärmzellen austritt, durch deren Theilung wieder ein neues Coenobium entsteht. — Eine Paarung gleichgestalteter Schwärmsporen findet wahrscheinlich auch bei den Gattungen Gonium und Stephanosphaera statt.

Einen Geschlechtsakt mit differenten sexuellen Schwärmsporen, Oosporen und Spermatozoiden, haben Eudorina und Volvox. Bei Eudorina haben die Beobachtungen Goebel's im Wesentlichen Folgendes ergeben (Fig. 295). Die hohlkugeligen Cönobien enthalten meist 16 bis 32 Zellen. Letztere gehen durch successive Theilungen wie bei Pandorina in Tochtercönobien über, welche anfangs scheibenförmig sind, dann schüsselförmig sich vertiefen und durch Zusammenschließen der Ränder endlich hohlkugelig werden. Durch Entwickelung von Cilien und unter Auflösung der Hülle der Mutter wird die junge Colonie frei beweglich. Es giebt nun männliche und weibliche Cönobien (Fig. 295). Die Zellen der letzteren sind größer als die gewöhnlichen vegetativen Zellen; die der ersteren sind viel kleiner, länglich und ihre Farbe verwandelt sich von Grün in Gelb, sie sind als Spermatozoiden zu bezeichnen, im übrigen haben beide zwei Cilien und am vorderen hyalinen Ende einen rothen Augenpunkt. Wenn die aus Spermatozoiden bestehenden kleinen Cönobien ein weibliches treffen, so verwickeln sich die beiderseitigen Cilien und das Bündel der Spermatozoiden fällt aus einander. Die vereinzelten Spermatozoiden bohren sich dann in die Gallerte des weiblichen Coenobiums ein, gelangen zu den Eizellen und nachdem sie an denselben tastend herum gekrochen sind, verschmelzen sie mit den Eizellen, welche dadurch zu den Oosporen werden, indem sie eine doppelte Zellhaut bekommen und ihr Chlorophyll in einen ziegelrothen Farbstoff übergehen lassen.

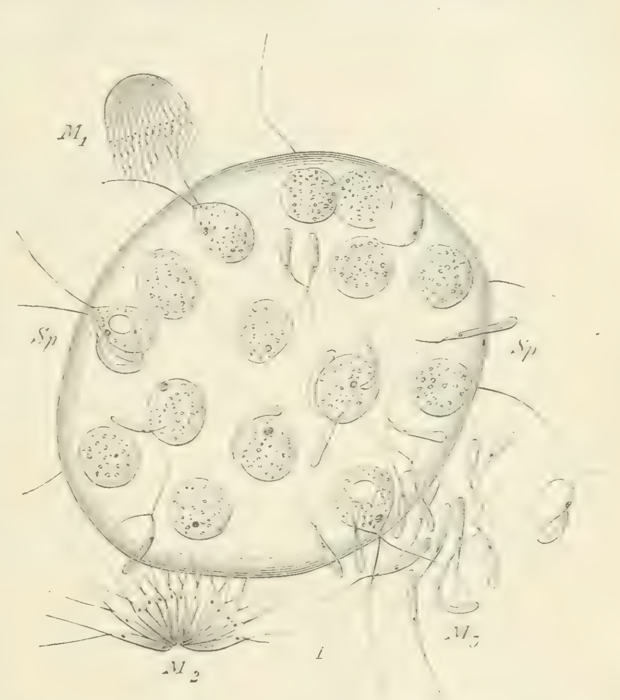


Fig. 295. Eudorina elegans, eine weibliche Colonie (Coenobium) von männlichen Cönobien M_1, M_2 umschwärmt, die sich bei M_2 in die einzelnen Spermatozoiden *sp* auflösen, welche mit den Eizellen des weiblichen Coenobiums verschmelzen. Nach Goebel.

Der Entwickelungsgang von Volvox, der schon früher von Cohn verfolgt worden ist, stimmt im Allgemeinen mit dem von Eudorina überein. Die Cönobien sind hier viel größer und bestehen aus einer viel größeren Anzahl von Zellen. Aber nur eine geringe Anzahl der letzteren producirt Tochtercönobien und auch die geschlechtlichen Fortpflanzungszellen finden sich nur in kleiner Zahl unter den vielen sterilen Zellen eines Coenobiums. Die Spermatozoidenbündel sind nach Entstehung und Form denen

von Eudorina ähnlich. Die Keimung der Oosporen ist nur von Volvox minor bekannt: nach Sprengung der äußeren Sporenhaut tritt der Protoplasmakörper umgeben von der gequollenen inneren Membran hervor und theilt sich in eine achtzellige Scheibe, die sich zum Coenobium zusammenwölbt. — 25 Arten meist im süßen Wasser.

Literatur. Ehrenberg, Die Infusionsthiere. Berlin und Leipzig 1838. — Nägeli, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. — A. Braun, Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851. pag. 146, 173. — Algarum unicellularium genera nova vel minus cognita. Leipzig 1855. — Cohn, Bau und Fortpflanzung von Volvox globator. Berichte d. Verh. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1856 und Ann. des sc. nat. 1857. pag. 323. — Entwickelungsgeschichte der Gattung Volvox. Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. 3. Heft. pag. 93. — Cohn und Wichura, Ueber Stephanosphaera pluvialis. Nov. act. Ac. Leop. Carol. XXVI. pag. 1. — Pringsheim, Dauerschwärmer des Wassernetzes. Monatsber. d. Berliner Akad. December 1860. — Ueber Paarung der Schwärmsporen. Daselbst. October 1869. — Rostafinski, Haematococcus lacustris, in Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1875. — Botan. Zeitg. 1871. pag. 757. — de Bary, Daselbst 1858. Beilage. pag. 73. — Cienkowski, Ueber Palmellaceen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 6. 1870. — Reinke, Ueber Monostroma und Tetraspora. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XI. 1878. — Kirchner, Zur Entwickelung des Volvox minor. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pfl. III. — Goroshankin, Die Genesis bei den Palmellaceen. Just, Bot. Jahresber. 1875. — Goebel, Grundzüge der Systematik. Leipzig 1882. pag. 41. — von Stein, Der Organismus der Infusionsthiere. Leipzig 1878. — Klebs, Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen. Botan. Zeitg. 1881. pag. 249. — Organisation einiger Flagellatengruppen. Untersuch. aus d. bot. Inst. z. Tübingen I. Leipzig 1883. — Askenasy, Entwickelung von Pediastrum. Berichte d. deutsch. bot. Ges. VI. 1888. — Dangeard, Recherches sur les algues inférieurs. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VII. 1888. pag. 105. — Klein, Morphol. und biolog. Studien über die Gattung Volvox. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889. pag. 143. — Overton, Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox. Botan. Centralbl. 39. 1889. pag. 65. — Wille, in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. I. 2. pag. 29. Leipzig 1891. — Artary, Entwickelungsgeschichte des Wassernetzes. Moskau 1890. — Klebs, Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon. Botan. Zeitg. 1891. Nr. 48. — Gay, Recherches sur le développement etc. de quelques algues vertes. Paris 1891.

2. Unterklasse. **Siphoneae.** Große, nicht cellulär gebaute Algen von polarer Form, indem die einzige schlauchförmige Zelle nach unten wurzelartige chlorophylllose Verzweigungen (Rhizoiden) treibt, die sich im Substrate befestigen, nach oben einen grünen Stamm mit Spitzenwachsthum und von verschiedener Gestalt und Ausgliederung bildet. Der ganze Vegetationskörper, der also nicht durch Scheidewände in einzelne Zellen abgetheilt ist, sondern eine continuirliche Höhlung hat, enthält eine wandständige Protoplasmaschicht, in welcher zahlreiche kleine Zellkerne und in den Stämmen außerdem Chlorophyllkörner eingebettet sind. Nur diejenigen Theile des Vegetationskörpers, in welchen die Fortpflanzungszellen entstehen, grenzen sich durch Querwände ab. Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Schwärmsporen, bei manchen auch durch bewegungslose Zellen (Aplanosporen). Von manchen ist auch geschlechtliche Fortpflanzung bekannt: diese besteht entweder in Paarung von Schwärmsporen, oder es finden sich differente Geschlechtsorgane: Eizellen, welche durch Spermatozoiden befruchtet und zu Oosporen werden.

1. Familie. Botrydiaceae. Stamm einfach blasenförmig (Fig. 228, S. 5), später ganz zu einem Zoosporangium werdend, indem das Protoplasma in zahlreiche Schwärmsporen zerfällt, die auf feuchtem Boden zu neuen Pflanzen aufkeimen, im Wasser aber in Dauersporen mit doppelter Membran sich verwandeln, die auf feuchten Boden gelangt ebenfalls keimen. Der Trockenheit ausgesetzt bilden die Pflanzen ruhende Sporen (Aplanosporen): der Inhalt zerfällt in zahlreiche, mit Zellhaut und grünem, später roth gefärbtem Inhalt versehene Sporen (früher für eine besondere Alge Protococcus coccoma gehalten); es sind ebenfalls Dauersporen, die, in Wasser gebracht, jetzt sexuelle Schwärmer erzeugen, Gameten, welche zu zwei oder mehreren copuliren und eine Zygospore bilden, aus der dann wieder gewöhnliche Pflanzen hervorgehen. Wieder andere Ruhezustände bilden sich, wenn die erwachsenen Pflanzen der Sonne und der Trockenheit ausgesetzt werden: der Zellinhalt zieht sich aus der Blase in die Rhizoiden zurück und zerfällt hier in

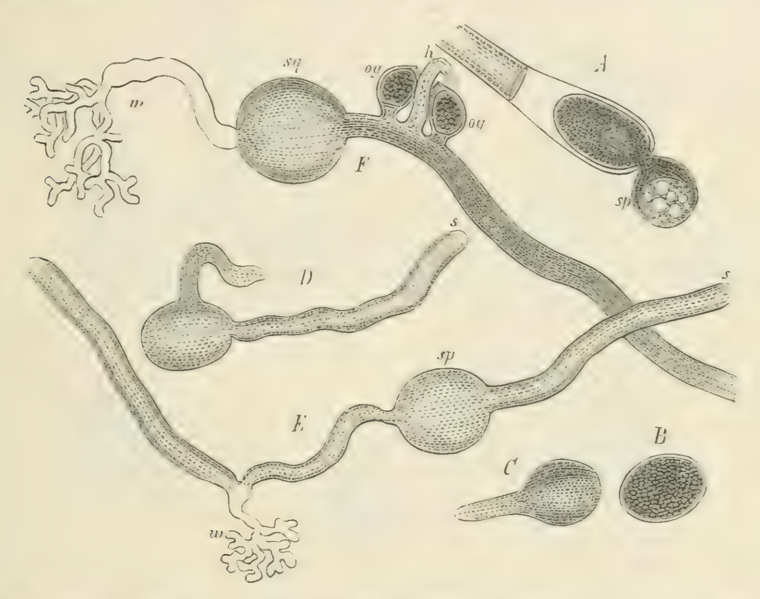


Fig. 296. Vaucheria sessilis. *A* ein Zoosporangium, dessen Schwärmspore *sp* soeben austritt, *B* die Spore nach Umhüllung mit einer Zellhaut, *C* im keimenden Zustande, *D* und *E* spätere Keimungsstadien, wo die aus der Spore *sp* gewachsenen Schläuche an der Spitze *s* sich verlängern und zum Stamm werden, bei *w* ein farbloses Rhizoid bilden. *F* ein noch späterer Zustand, wo bereits Geschlechtsorgane *og* und *h* an der Seite des Schlauches entstanden sind. Etwa 30fach vergrößert. Nach Sachs.

mehrere Zellen, welche bei Wiedereintritt von Feuchtigkeit zu neuen Pflänzchen (Hypnosporangien) sich entwickeln, welche kleiner als die gewöhnlichen Pflanzen und dunkelolivengrün sind. Auch kann vegetative Vermehrung durch Theilung der Pflanze eintreten, indem der oberirdische Theil eine Ausstülpung bekommt, die ein Rhizoid in den Boden treibt und dann sich ganz von dem Mutterindividuum trennt. — Verwandt mag das im Blatte von Arisarum schmarotzende Phyllosiphon Arisari sein, welches jedoch nur ruhende Sporen bildet.

2. Familie. Vaucheriaceae. Stamm schlauchförmig cylindrisch, dichotom verzweigt, bis zu 30 cm lang. Behufs ungeschlechtlicher Vermehrung schwellen die Enden der Schläuche keulenförmig an, erfüllen sich dicht mit grünem Protoplasma und grenzen sich durch eine Querwand als besondere Zelle ab, die ein Zoosporangium darstellt (Fig. 296 *A*), dessen ganzer Inhalt zu einer einzigen großen Schwärmspore wird, die auf ihrer ganzen Oberfläche mit zahllosen Cilien besetzt ist. Ihre Bildung erfolgt in der Nacht, am Morgen treten sie aus und umhüllen sich nach kurzer

Schwärmzeit mit einer Membran; bei der am Tage oder in der folgenden Nacht eintretenden Keimung wachsen sie in grüne und in wurzelartige Schläuche aus. Bei manchen Arten von Vaucheria wird der Inhalt des Sporangiums sogleich unter Umhüllung mit einer Zellhaut zu einer ruhenden Spore (Aplanospore), und bei anderen schnüren sich angeschwollene Seitenäste als ruhende Brutzellen (Akineten) ab; beide dienen ebenfalls zur Vermehrung. — Die geschlechtliche Fortpflanzung zeigt bei Vaucheria eine hohe Entwickelung. Es werden weibliche und männliche Organe, Oogonien und Antheridien gebildet (Fig. 297). Beide entstehen als kurze Ausstülpungen an den Seiten der Schläuche nahe bei einander, die Oogonien als schief eiförmige, mit grünem Protoplasma und Oeltropfen erfüllte Anschwellungen, die sich an der Basis durch eine Scheidewand abgrenzen, die Antheridien als dünnere gerade oder hornartig gekümmte Zweiglein, deren Endtheil durch eine

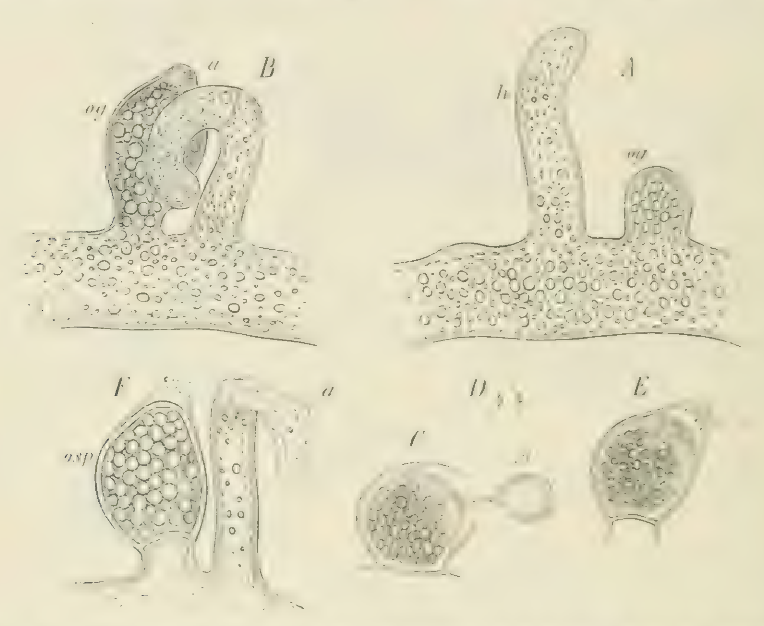


Fig. 297. Vaucheria sessilis. *A*, *B* Entstehung eines Antheridiums *a* an dem Aste *h* und des Oogoniums *og*. *C* geöffnetes Oogonium, einen Schleimtropfen *sl* ausstoßend; *D* Spermatozoiden; *E* am Scheitel des Oogoniums sind Spermatozoiden angesammelt; *F* das Oogonium mit der Oospore *osp*, daneben das entleerte Antheridium *a*. *D* und *E* nach PRINGSHEIM, das übrige nach SACHS.

Scheidewand sich abgrenzt zu einer Zelle, deren chlorophyllloses Protoplasma zu vielen sehr kleinen länglichen und mit zwei Cilien versehenen Spermatozoiden sich umformt. Zur Zeit wo letztere durch Platzen des Antheridiums ins Freie treten, öffnet sich auch das Oogonium an seiner Spitze durch Erweichung seiner Membran, und sein Inhalt zieht sich zu einer grünen Befruchtungskugel, Oosphäre oder Eizelle zusammen, deren an der Mündung liegender Theil farblos ist. Mit dieser Stelle vermischen sich die Spermatozoiden, wodurch die Oosphäre befruchtet wird; sie umkleidet sich dann mit einer dicken Haut, der Inhalt wird roth oder braun und die Oospore geht nun in einen Ruhezustand über. Die Bildung der Geschlechtsorgane beginnt Abends, die Befruchtung erfolgt am nächsten Tage. — Aehnliche Ruhezustände wie für Botrydium sind auch für Vaucheria bekannt geworden. — 25 Arten im süßen und im Brackwasser.

Es giebt marine Siphoneen, deren Stamm noch viel höher differenzirte Formen besitzt. Bei Bryopsis ist er cylindrisch, unbegrenzt wachsend mit fadenförmigen

Seitengliedern, Blättern. Bei Caulerpa ist er bilateral, nämlich kriechend und nach oben Blätter, nach unten Wurzeln treibend (I., S. 8, Fig. 5), wobei der Zellraum durch Cellulosebalken ausgesteift ist (I., S. 71). Acetabularia hat ein im Substrat sitzendes und durch Rhizoiden befestigtes Basalstück, welches den perennirenden Theil des Stammes darstellt, der alljährlich einen neuen Spross treibt, welcher strahlenförmig gestellte Aeste besitzt, die sich zu einer schirmartigen Fläche an einander legen. Die gestielten blattförmigen Körper von Udotea, Halimeda, Codium bestehen scheinbar aus Zellgewebe. Allein das farblose Mark wird von vereinigten, der Länge nach gerichteten Schläuchen gebildet, welche sich als Aeste einer einzigen Zelle erweisen und nach außen viele läppchenartig dicht verästelte chlorophyllhaltige Zweiglein treiben, deren Gesammtheit das täuschende Bild eines grünen Rindengewebes hervorbringt. — Auch von den meisten dieser Formen ist Schwärmsporenbildung bekannt. Acetabularia bildet nach de Bary und Strasburger aus dem Inhalt der Kammern des Schirmes in ähnlicher Weise wie Botrydium ruhende Sporen, aus denen bei der Keimung zahlreiche gleiche Schwärmer hervorgehen, welche, insofern sie aus verschiedenen Sporangien stammen, mit einander copuliren. Bei Bryopsis und Codium sind kleine und große Schwärmsporen bekannt, die also wahrscheinlich sexuellen Charakter haben und den Uebergang zu der oogamen Befruchtung von Vaucheria vermitteln.

Literatur. Nägeli, Neuere Algensysteme. Zürich 1849. pag. 58. — Zeitschrift f. wiss. Botanik 1844. Heft 1. — Pringsheim, Befruchtung und Keimung der Algen. Monatsber. d. Berliner Akad. 1855. — Jahrb. f. wissensch. Botanik. II. pag. 470. — Monatsber. d. Berliner Akad. Mai 1871. — Schenk, Befruchtung von Vaucheria geminata. Verhandl. d. physik.-med. Gesellsch. Würzburg VII. 1853. — Walz, Beitr. etc. der Gattung Vaucheria. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. V. — Woronin, Beitr. zur Kenntniss der Vaucherien. Botanische Zeitg. 1869. Nr. 9 u. 10. — Rostafinski und Woronin, Ueber Botrydium granulatum. Botanische Zeitg. 1877. Nr. 41 u. 42. — de Bary und Strasburger, Acetabularia mediterranea. Botanische Zeitg. 1877. Nr. 45—47. — Kühn, Phyllosiphon Arisari. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Halle 1878. — Just, Phyllosiphon Arisari. Botan. Zeitg. 1882. Nr. 11. — Berthold, Daselbst 1880. pag. 648. — Borodin, Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung von Vaucheria sessilis. Daselbst 1878. pag. 497. — Stahl, Ruhezustände der Vaucheria geminata. Daselbst 1879. — Schmitz, Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn 1879. — Berthold, Zur Kenntniss der Siphoneen etc. Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel II. 1. Leipzig 1880. — Cramer, Ueber die verticill. Siphoneen. Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. Bd. 30. 1887. — Außerdem, besonders die marinen Gattungen betreffend: Wille in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1891. I. 2. pag. 127.

3. Unterklasse. **Confervaceae.** Vielzellige Algen, meist polare Formen, gewöhnlich einfache oder verzweigte Fäden oder Zellflächen darstellend. In jeder beliebigen oder in besonders gestalteten Zellen erfolgt die Bildung von Schwärmsporen, die mit zwei, selten mit zahlreichen Cilien versehen sind, bei vielen Gattungen einen rothen Augenpunkt besitzen und als ungeschlechtliche Vermehrungsorgane fungiren. Auch hier ist mehrfach geschlechtliche Fortpflanzung bekannt, welche in Paarung von Schwärmsporen (Gameten) besteht, aber auch hier treten bei den höher entwickelten Formen bereits differente Oosporen und Spermatozoiden auf. Viele hierher gehörige Formen (Ulva, Ulothrix, Stigeoclonium etc.) zeigen auch die eigenthümliche Erscheinung, dass sie entweder in einzelne der Algengattung Protococcus gleichende Zellen zerfallen oder dass die Zellen unter Vergallertung ihrer Membranen kugelig sich abrunden

und von einander isoliren. also ein Palmella-Stadium annehmen. d. h. den früher als Palmella bezeichneten niederen Algenformen entsprechen. Die von diesen Zellen gebildeten Schwärmsporen wachsen dann wieder zu normalen Individuen heran.

Man kann bei diesen Algen zwei Reihen unterscheiden. bei der einen besitzen die Zellen nur je einen Zellkern. bei der anderen deren mehrere.

A. Einkernige Formen.

1. Familie. Ulvaceae. Der Thallus besteht aus einer Zellfläche, welche entweder einfach (Monostroma) oder doppelt (Ulva) ist; bei Enteromorpha weichen beide Zellschichten aus einander, so dass der Thallus hohl wird. Es sind geschlechtslose Schwärmsporen, sowie Gameten bekannt. — 70 Arten im süßen und salzigen Wasser.

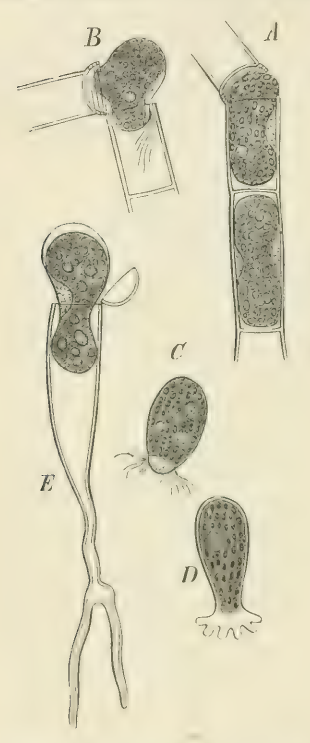


Fig. 298. Entwickelung der Schwärmsporen von Oedogonium, *A* und *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore, *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet. 350fach vergrößert. Nach Pringsheim.

2. Familie. Ulothrichaceae. Der Thallus besteht aus unverzweigten Zellfäden. Bei Ulothrix sind erstens ungeschlechtliche Schwärmsporen bekannt, große, mit je vier Cilien versehene, nur einzeln oder höchstens zu vier in einer Fadenzelle sich bildende sogenannte Makrozoosporen, welche ohne Paarung zu einem neuen Individuum sich entwickeln. Außerdem werden kleine, mit je zwei Cilien versehene Schwärmer in großer Zahl in einer Mutterzelle gebildet. Diese einander gleichen Mikrozoosporen sind die Gameten, welche nach paarweiser Copulation zu Zygosporen werden; dieses sind mit einer Membran umkleidete, in einen Ruhezustand übergehende Zellen (I., S. 7, Fig. 4). Die Gameten von Ulothrix vermögen auch ohne Copulation zu keimen, nur geben sie dann etwas schwächlichere Pflanzen. Die Geschlechtsdifferenz ist also hier noch nicht scharf ausgeprägt. Bei Cylindrocapsa dagegen sind schon männliche Schwärmer (Spermatozoiden) und Oosporen vorhanden. — Fast bei allen Gattungen können einzelne Zellen der Fäden zu Dauersporen werden, entweder als Akineten, d. h. unter Verdickung der Zellhaut, oder als Aplanosporen, d. h. indem der Zellinhalt sich contrahirt und mit einer neuen Membran sich umgiebt. — 50—60 Arten im süßen Wasser und an feuchten Orten.

3. Familie. Chaetophoraceae. Der Thallus besteht aus verzweigten Zellfäden. Schwärmer mit zwei oder vier Cilien und Gameten. — Ueber 100 Arten meist im süßen Wasser oder an feuchten Orten (wie die durch einen rothen ölartigen Farbstoff roth gefärbten Trentepohlia-Arten).

4. Familie. Oedogoniaceae. Der Thallus besteht aus verzweigten oder einfachen Zellfäden. Die vegetativen Fadenzellen bilden je eine große Schwärmspore mit einem Kranze von zahlreichen Cilien (Fig. 298). Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung treten Oogonien und Antheridien mit Spermatozoiden auf. Nach Pringsheim erscheinen nach einigen Generationen durch Schwärmsporen erzeugter Individuen zuletzt solche, welche außer Schwärmsporen auch Oosporen entwickeln. An einzelnen

Stellen des Fadens wird die obere kleinere Tochterzelle einer Gliederzelle unter kugeliger Anschwellung zum Oogonium (Fig. 299); der vermehrte Inhalt formt sich zu einer Befruchtungskugel, die nur an der der Oeffnung der Zelle zugekehrten Stelle farblos ist. Das Oogonium erhält zur Seite des oberen Endes eine Oeffnung, durch welche die Spermatozoiden eintreten und sich vermischen mit der farblosen Stelle der Befruchtungskugel. Diese sind wiederum den geschlechtslosen Schwärmsporen ganz ähnlich, nur viel kleiner. Sie werden bei manchen Arten in demselben Faden erzeugt, indem gewisse kurze, chlorophyllärmere Gliederzellen, Antheridienzellen genannt, durch eine Querwand in zwei Zellen sich theilen, deren jede ihren Inhalt zu einem einzigen Spermatozoid ausbildet, welches dann ähnlich wie die Zoosporen entlassen wird (Fig. 299 *D*). Bei anderen Arten werden sie dagegen in besonderen Zwergpflänzchen gebildet, die nur aus wenigen Zellen bestehen und als Männchen bezeichnet werden. Die weibliche Pflanze erzeugt dann nämlich aus ähnlichen kurzen Gliederzellen (Fig. 299 *Am*) je eine Schwärmspore, welche aber kleiner ist als die ungeschlechtlichen. Dieselben waren früher schon bekannt unter dem Namen Mikrogonidien; jetzt werden sie als Androsporen bezeichnet. Sie setzen sich, nachdem sie eine Weile geschwärmt haben, auf oder neben den Oogonien fest und entwickeln sich hier zu jenen Zwergpflänzchen, welche nur aus einer Basal- und einer Scheitelzelle bestehen; letztere theilt sich in zwei Zellen, in denen wie im ersteren Falle Spermatozoiden erzeugt werden (Fig. 299 *F*). Infolge der Befruchtung wird die Eikugel zur Oospore, wobei sich ihr Inhalt bei Oedogonium braun, bei Bulbochaete roth färbt. Die Oosporen sind Dauerzellen, welche erst nach einer Ruheperiode keimen, indem sie direct oder nach einigen Zelltheilungen mehrere Schwärmsporen erzeugen; erst diese entwickeln sich zum neuen Thallus. 178 Arten im süßen Wasser.

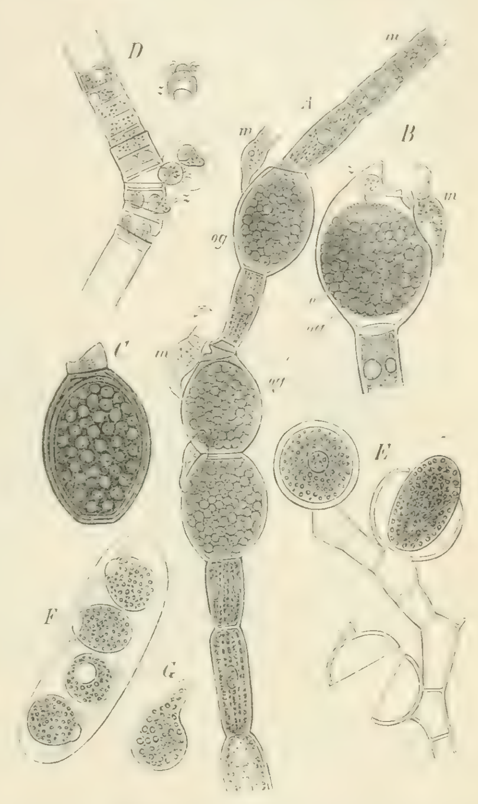


Fig. 299. *A* Oedogonium ciliatum mit einem Antheridium *m* am Ende und zwei befruchteten Oogonien *og* nebst den Zwergmännchen *m*. *B* Oogonium derselben Pflanze im Augenblicke der Befruchtung; *o* Befruchtungskugel, *z* das eindringende Spermatozoid, *m* Zweigmännchen. *C* reife Oospore. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oe. gemelliparum; drei Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit zwei Oogonien, deren eins die Spore entlässt, unten ein entleertes. — *F* vier Zoosporen aus einer Oospore entstanden; *G* eine derselben zur Ruhe gekommen und keimend. Nach Pringsheim.

5. Famile. Coleochaetaceae. Der Thallus besteht aus kurzen, dichotom verzweigten Aesten, die bei manchen Arten (Coleochaete pulvinata) einen polsterförmigen Rasen bilden, bei anderen in eine der Unterlage aufliegende Scheibe sich ausbreiten, wobei sie entweder seitlich getrennt bleiben (C. soluta) oder wirklich als eine Zellenfläche zusammenhängen, die ebenfalls nur durch Spitzenwachsthum der dichotomen, radialen Zellenreihen, also durch Randwachsthum im ganzen Umkreise

sich vergrößert (C. scutata und pulchella). Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Schwärmsporen mit zwei Cilien, die in den vegetativen Zellen entstehen. Nach einer Reihe ungeschlechtlicher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch oder diöcisch sein kann (I., S. 652). Nach PRINGSHEIM's Beobachtungen zeigen die Sexualorgane und die Fruchtbildung bereits Anklänge an die Florideen und an die niederen Moose. Das Oogonium (Fig. 300) ist die angeschwollene Endzelle eines Zweiges. Sie verlängert sich nach oben in einen engen langen Fortsatz, welcher an der Spitze sich öffnet und farblosen Schleim austreten lässt, in welchem vielleicht die Spermatozoiden aufgenommen werden. Sie würde dann der Trichogyne und das Oogonium dem Carpogon der Florideen entsprechen. Die Antheridien entstehen an besonderen kleinen Zweigen, indem aus der Endzelle derselben einige flaschenförmige Zellchen hervorsprossen; bei C.



Fig. 300. *A* Theil eines fructificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata, 350fach vergrößert; *an* Antheridien, *og* Oogonien, *z* Spermatozoiden, *h* borstenförmige Zellen der Thalluszweige. *B* reifes Oogonium mit Rinde *r* umhüllt; *C* keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen Schwärmsporen *sch* gebildet werden, *r* die Rinde; *D* Schwärmsporen. 350fach vergrößert. Nach PRINGSHEIM.

scutata bilden sie sich durch kreuzweise Viertheilung gewisser Zellen des scheibenförmigen Thallus. Der Inhalt der Antheridienzelle wird zu einem einzigen mit zwei Wimpern versehenen Spermatozoid. In Folge der Befruchtung erhält das Carpogon mit Ausnahme der Trichogyne eine zellige Umrindung (Fig. 300 *B*), welche durch Auswachsen der benachbarten Zellen des Thallus hergestellt wird und der Fruchtbildung der Florideen analog ist. Der Inhalt der Oogoniumzelle umgiebt sich mit einer eigenen Haut. Die Frucht wächst dann noch und ihre Wände färben sich dunkelbraun. Nach Ueberwinterung keimt die Frucht, d. h. es beginnt dann erst die weitere Umbildung ihres Inhaltes: derselbe verwandelt sich durch wiederholte Zweitheilung in ein parenchymatisches Gewebe, welches die Fruchtwand sprengt und in jeder Zelle eine Schwärmspore erzeugt; aus letzterer entwickelt sich wieder eine neue Pflanze. In dieser Umbildung des Carpogoniums finden wir daher die unverkennbarste Analogie mit dem Sporogonium der niederen Moose, insbesondere der Ricciaceen, mit welchen die Algen durch die Coleochaeten verbunden sind.

B. Mehrkernige Formen.

6. Familie. Cladophoraceae. Der Thallus besteht aus meist verzweigten Zellfäden. Schwärmer mit zwei oder vier Cilien und Gameten. — 300 Arten im Süß- und Brackwasser.

7. Familie. Sphaeropleaceae. Fäden unverzweigt, aus langgestreckten Gliederzellen mit ringförmigen Spiralbändern bestehend. Von Cohn ist geschlechtliche Fortpflanzung vermittelst Oogonien und Antheridien beobachtet worden. In den bis dahin vegetativen Zellen bilden sich aus dem grünen Protoplasma mehrere kugelige Massen, die Ei- oder Befruchtungskugeln, während in anderen Fadenzellen, den Antheridien, das Protoplasma in sehr zahlreiche, kleine, stabförmige Schwärmsporen umgeformt wird, welche ausschwärmen und die Rolle von Spermatozoiden spielen, indem sie durch kleine, am Oogonium entstandene Oeffnungen eintreten, dort die Eikugeln umschwärmen und sich endlich mit ihnen vermischen. Diese bekommen darauf ein geschichtete Membran und färben ihren Inhalt roth, wodurch sie zu Oosporen werden. Die Keimung der letzteren erfolgt, indem der Inhalt sich in Schwärmsporen theilt.

Literatur. Pringsheim, Morphologie der Oedogonien. Jahrb. f. wissensch. Botanik. I. — Die Coleochäten. Daselbst. II. — Cohn, Entwickelung und Fortpflanzung der Sphaeroplea annulina. Monatsber. d. Berliner Akad. 1855. — Ann. des sc. nat. 4. sér. T. V. 1856. pag. 287. — Juranyi, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. IX. pag. 1. — Cramer, Bot. Zeitg. 1871. Nr. 5 u. 6. — A. Dodel, Ulothrix zonata. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. X. pag. 417. — Cienkowsky, Palmellenzustand bei Stigeoclonium. Bot. Zeitg. 1876. Nr. 2. — Zur Morphologie der Ulothricheen. Mélanges biologiques de l'acad. de St. Pétersbourg. IX. pag. 531. — Heinricher, Algengattung Sphaeroplea. Berichte d. deutsch. bot. Ges. I. 1883. — Reinke, Ueber Monostroma und Tetraspora. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. XI. 1877. — Wille, Daselbst. XVIII. 1887. — Lagerheim, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. — Wille, in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig 1891. I. 2. pag. 74. — Gay, Recherches sur le développement etc. de quelques algues vertes. Paris 1891.

§ 121. 3. Klasse. **Characeae.** Große vielzellige Algen mit reinem Chlorophyll, deren Thallus einen Stamm bildet, der in lange schlauchförmige, berindete oder unberindete Glieder und kurze Knotenzellen gegliedert ist, welche quirlständige Zweige tragen. Sie stehen unter allen grünen Algen am höchsten, nicht nur weil ihr vegetativer Aufbau schon mehr den höheren Pflanzen gleicht, sondern auch weil die Vermehrung durch Schwärmsporen hier bereits nicht mehr vorkommt, dafür aber hoch entwickelte differente, an den Zweigen sich bildende Geschlechtsorgane, indem die Spermatozoiden in sehr eigenthümlichen, complicirt gebauten Antheridien entstehen, und das Oogonium schon vor der Befruchtung von schraubig gewundenen Schläuchen, die von der Trägerzelle entspringen, umhüllt wird, woraus ein fruchtartiges Organ, die Eiknospe, wird. Die in der letzteren befindliche, durch die Befruchtung entstandene ruhende Spore entwickelt bei der Keimung einen Vorkeim, aus welchem als Seitenspross die geschlechtliche Pflanze hervorgeht.

Der Thallus ist ein durch unbegrenztes Spitzenwachsthum sich verlängernder cylindrischer $^1/_{10}$—1 m langer, aber nur $^1/_2$—2 mm dicker Stengel mit in Quirlen stehenden Seitengliedern, die wegen ihres begrenzten Spitzenwachsthums Blätter heißen und aus deren Axeln der Stengel Zweige bilden kann (Fig. 301, S. 88). Stengel und Blätter sind einfache Zellreihen, in denen immer lange, schlauchförmige Internodialzellen mit ganz kurzen Knotenzellen abwechseln; nur an den letzteren sitzen die Blätter, beziehendlich die Seitenzweige der Blätter. Jedes Blatt und jeder Blattzweig beginnt mit einer Knotenzelle und endigt mit einer meist zugespitzten Internodialzelle. Die Zweige des Stengels entspringen ebenfalls aus den Knotenzellen desselben

(vergl. Fig. 301). Diesen einfachsten Bau zeigt die Gattung Nitella. Bei Chara kommt nur noch hinzu, dass die röhrenförmigen Internodialzellen des Stengels und zum Theil auch die der Blätter berindet sind durch viele dünnere Zellenreihen, die sogenannten Rindenlappen, welche frühzeitig von den Basilarknotenzellen der Blätter entspringend sowohl nach oben wie nach unten die Internodien überwachsen. Sie zeigen ähnlich wie der Stamm ein Spitzenwachsthum und ähnliche Zelltheilungen

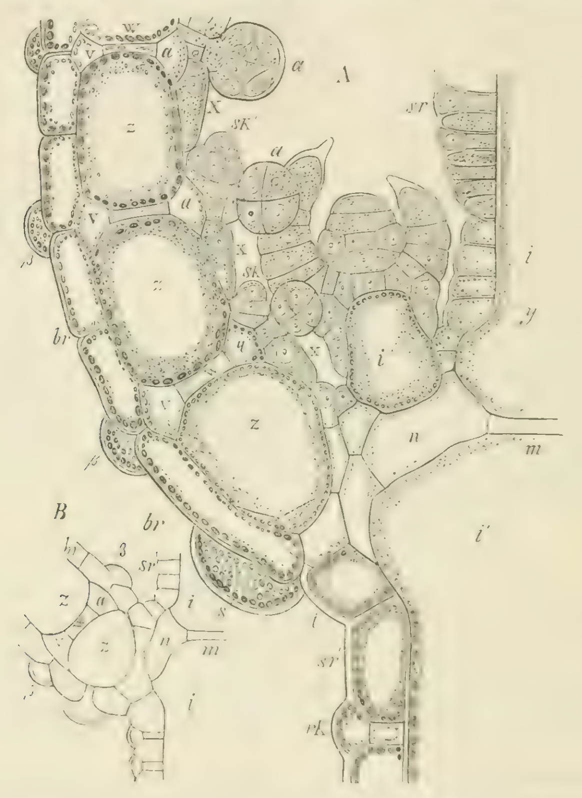


Fig. 301. Chara fragilis, *A* unterer Theil eines Blattes, aus dessen Axel ein Seitenspross entsteht; *B* unterer Theil eines Blattes ohne Axelspross; beide im Längsschnitt. Bei *m* die halbe Knotenzelle des Stammes, *i* das obere, *i'* das untere Internodium desselben; *sr* ein abwärts wachsender Rindenlappen, *y* ein aufwärts wachsender; *sr'* der von dem Blatte absteigende Rindenlappen des unteren Internodiums; man unterscheidet seine Gliederung in die längeren Rindenlappeninternodialzellen und die kurzen Rindenlappenknotenzellen *rk*. Die Axillarknospe zeigt bei *i''* ihr erstes Internodium, welches auf der Zelle *n* ruht, die den Stammknoten *m* mit dem Basilarknoten des Blattes verbindet. Letzteres zeigt uns seine drei unteren Internodien *z*, *z*, *z*, jetzt noch ziemlich kurz, dazwischen die Blattknoten *w*, *u*; *v v* die Verbindungszellen des Blattknotens mit dem Basilarknoten *β* auf der Rückseite des Blattes, *a* die entsprechenden Zellen auf der Innenseite des Blattes; *br* Rindenlappen des Blattes; *s* das aus dem Basilarknoten des Blattes entspringende als Stipula bezeichnete Blättchen. Nach Sachs.

und erzeugen, indem sie bis zur gegenseitigen Berührung fortwachsen, eine vollständige Rindezellenschicht. Durch die Figuren 301 u. 302 werden diese Verhältnisse verständlich werden. — Der Stengel wächst durch eine Scheitelzelle (Fig. 302, S. 89); dieselbe grenzt ihren unteren Theil durch eine Querwand als eine Gliederzelle ab, und diese theilt sich darauf jedesmal durch eine neue Querwand in eine obere und eine untere Zelle; letztere wird unter beträchtlicher Streckung zur Internodialzelle, erstere bleibt kurz und bildet die darüberstehende Knotenzelle. Die Blätter entstehen aus der letzteren dadurch, dass, nachdem dieselbe durch eine Längswand

in zwei Hälften getheilt worden ist, durch weitere senkrechte Scheidewände peripherische kleine Zellen von ihr abgeschnitten werden, welche unmittelbar zu Scheitelzellen der Blätter auswachsen und durch analoge Theilungen wie die Stengelscheitelzelle die Blätter erzeugen. — Aus den unteren Knoten des Stengels entspringen die Wurzeln oder Rhizoiden: chlorophylllose schlauchförmige, nach abwärts wachsende Zellen, welche durch schiefe Scheidewände in Glieder sich theilen und Zweige bilden; die Verzweigung geht immer vom unteren Ende des oberen Gliedes aus, indem dieses Ende durch Theilung mehrere Zellen bildet, welche zu Zweigen auswachsen (Fig. 309 *A*, S. 93). — Die jungen Zellen der Characeen enthalten ein mit einem Zellkern versehenes Protoplasma; die erwachsenen Zellen besitzen einen großen Saftraum und ein wandständiges, in Rotation (I., S. 19) befindliches Protoplasma; Stengel und Blätter enthalten in einer äußeren ruhenden Schicht des

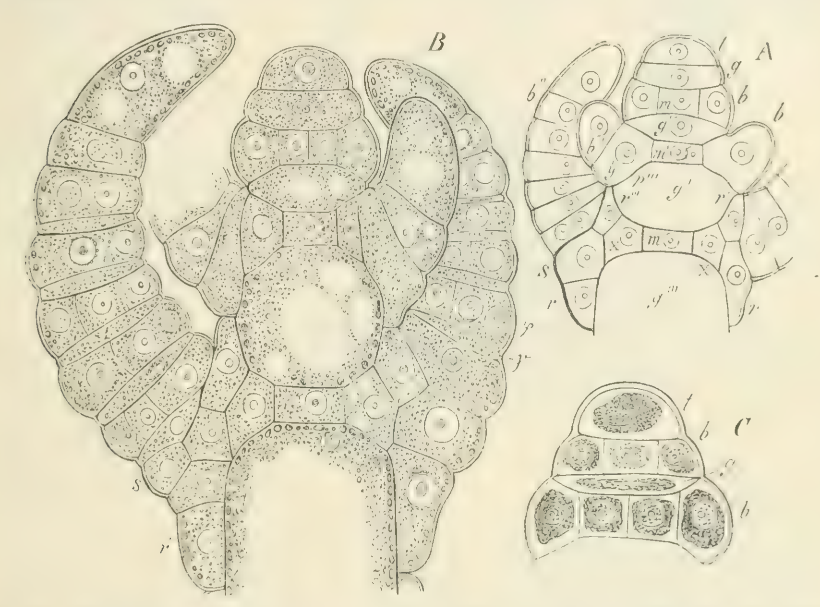


Fig. 302. Chara fragilis. Längsschnitt durch die Stengelspitze; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei *B* ist Protoplasma, Zellkern und Vacuolenbildung gezeichnet, bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Jodlösung contrahirt. — *t* Scheitelzelle, von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden; *g* die Segmente, aus denen die Internodien, *m* diejenigen, aus welchen die Knoten werden. Aus den peripherischen Zellen *b* der Knoten entwickeln sich die Blätter. *r* die aus den Basilarknoten der Blätter sich entwickelnden Rindenlappen. 500fach vergrößert. Nach Sachs.

Protoplasma Chlorophyllkörner, welche in Längsreihen geordnet eine geschlossene, einfache Lage bilden. Die äußeren Zellmembranen sind mit Kalk incrustirt.

Die Geschlechtsorgane sitzen beide auf den Blättern, entweder auf einem und demselben Individuum (einhäusig) oder auf verschiedenen getrennt (zweihäusig). Die Antheridien sind bei Chara metamorphosirte Blattzweige, bei Nitella dergleichen Endglieder der Blätter, $1/2$ bis 1 mm große, rothe Kügelchen (Fig. 303 u. 304, S. 90). Dieselben haben eine aus acht tafelförmigen, drei- und viereckigen Zellen, den sogenannten Schildern, zusammengesetzte Schale. Diese Zellen enthalten Chlorophyllkörner, die zur Reifezeit sich roth färben; von ihren Seitenwänden dringen Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte des Zellraumes hin, wodurch sie strahlig gelappt erscheinen. Jedes Schild ist auf der Mitte seiner Innenfläche an einer cylindrischen Zelle, dem Griffe, befestigt; und die acht Griffe kommen im Centrum des Antheridiums zusammen, wo sie noch je eine rundliche Zelle, das Köpfchen, tragen. Bis zu diesem Punkte reicht auch die flaschenförmige Trägerzelle des Antheridiums,

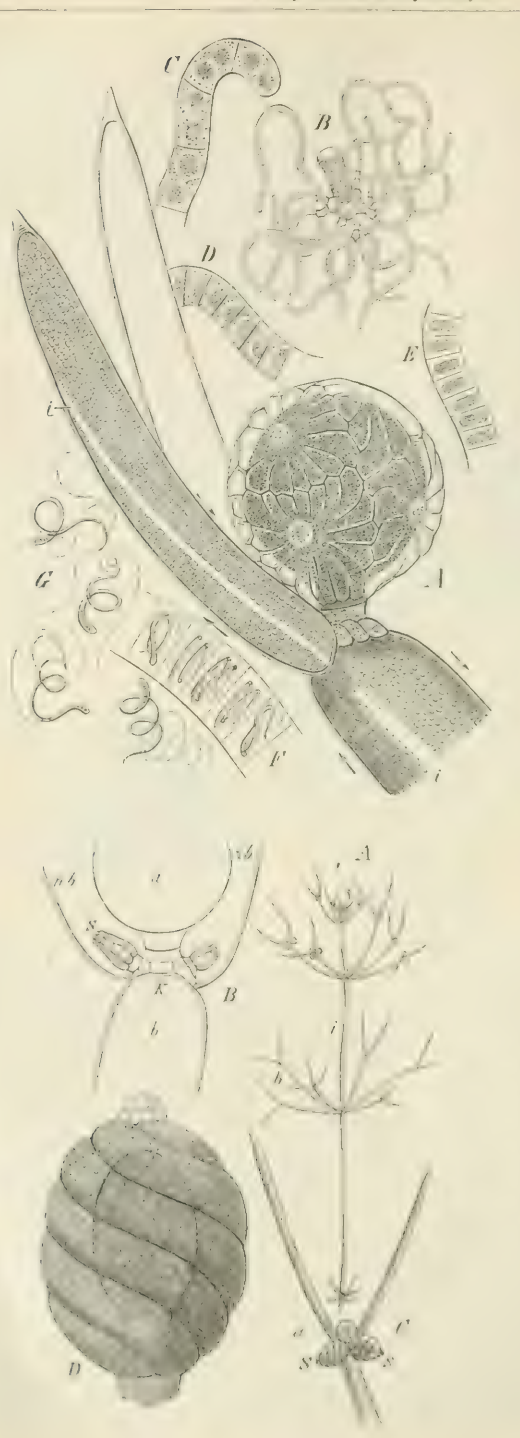


Fig. 303. Nitella flexilis. *A* fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, *i* Interferenzstreifen (von Chlorophyllscheiben entblößt), die Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas. — *B* Griffzelle aus einem Antheridium mit ihrem Köpfchen und den Fäden, in deren Gliederzellen die Spermatozoiden entstehen; *C* Ende eines solchen jungen Fadens; *D* mittlerer Theil eines älteren; *E* noch älter; *F* reif, mit den Spermatozoiden *G*. (*C*—*G* 550fach vergrößert.) Nach Sachs.

Fig. 304. Nitella flexilis. *A* Zweig in natürlicher Größe, *i* Internodium, *b* Blätter. *B* oberer Theil eines fertilen Blattes *b* mit dem Knoten *K*, daran zwei Seitenstrahlen *nb* und zwei sehr junge Eiknospen *S*, *a* Antheridium. *C* älteres Blatt mit zwei Seitenstrahlen, einem Antheridium *a* und zwei Sporenknospen *s*. *D* halbreife Frucht stärker vergrößert. Nach Sachs.

welche vom Basilarknoten desselben entspringt und zwischen den vier unteren Schildern nach innen dringt. An jedem Köpfchen befinden sich nun circa sechs kleinere, rundliche Zellen, von denen je ein langer gewundener Faden ausgeht, der aus einer Reihe von 100 bis 200 scheibenförmigen Gliederzellen besteht. In jeder der letzteren und zwar aus dem Zellkern bildet sich ein Spermatozoid. Dieses weicht in seiner Gestalt wesentlich von dem der anderen Algen ab und stimmt vielmehr mit dem der Moose überein, indem es einen spiralig gewundenen, an einem Ende verdickten, am anderen spitzen und mit zwei langen, feinen Wimpern besetzten Faden darstellt. Zur Reifezeit fallen die Schilder aus einander, und die Spermatozoiden treten schwärmend aus ihren Mutterzellen aus. Das Antheridium entsteht aus einer einfachen, kugelförmigen Zelle, welche durch kreuzweis zu einander gerichtete Theilungen in acht kugeloctandrische Zellen zerfällt, deren jede wieder in eine äußere, mittlere und innere sich theilt. Letztere wandeln sich, indem sie sich vergrößern und entsprechend aus einander weichen, in die Schild-, Griff- und Köpfchenzelle um, während zuletzt aus den Köpfchenzellen die spermatozoidenbildenden Fäden hervorsprossen (Fig. 305 u. 306). — Die **Eiknospen** (Fig. 304, S. 90, u. Fig. 307, S. 92) sitzen neben oder über den Antheridien auf dem Basilarknoten derselben, bei Nitella auf dem letzten Knoten des Blattes unter dem Antheridium. Es sind ellipsoidische Körper, welche als metamorphosirte Zweige betrachtet werden können: sie stehen nämlich auf einer sehr kurzen Stielzelle, welche das unterste Internodium vertritt; auf diese folgt eine kurze, den Knoten repräsentirende Trägerzelle und darauf die Scheitelzelle, welche die große, länglichrunde Eizelle darstellt. Letztere wird umrindet, indem fünf schlauchförmige Zellen von der Trägerzelle entspringen und in rechtsgewundener Schraubenlinie aufsteigend eine ringsum geschlossene Hülle um die Eizelle bilden, auf der Spitze derselben aber mit ihren Enden sich aufrichten und ein

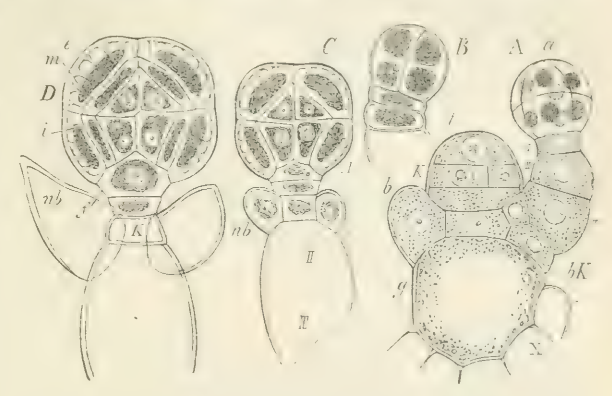


Fig. 305. Nitella flexilis. Entwickelung der Antheridien. *A* Spitze des Zweiges mit der Scheitelzelle *t*, das zuletzt gebildete Segment hat sich schon in die Knotenmutterzelle *k* und eine darunter liegende Internodialzelle getheilt; *b* junges Blatt, *bk* Basilarknoten des ältesten Blattes, welches aus den Segmenten *I*, *II*, *III* besteht, das Endglied *a* ist zum Antheridium bestimmt. — *B* Mutterzelle des Antheridiums in vier obere und vier untere Kugeloctanten getheilt, deren je zwei sichtbar. — *C* zeigt jeden Octant in eine äußere und innere Zelle zerlegt; in *D* die letzteren nochmals getheilt, so dass acht äußere Zellen *e*, acht mittlere *m*, acht innere *i* vorhanden sind. Die Zelle *f* wächst dann zwischen den vier unteren Schildern ins Innere der Kugel, wie in Fig. 306 dargestellt. Nach SACHS.

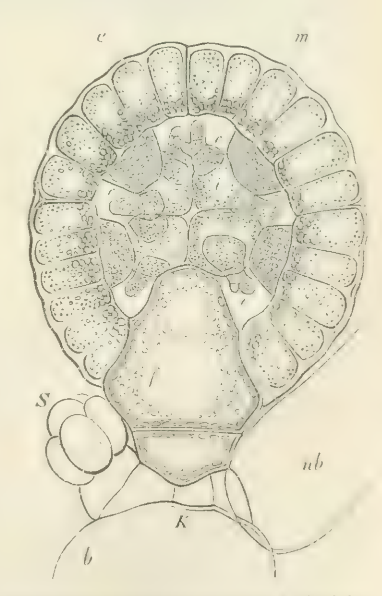
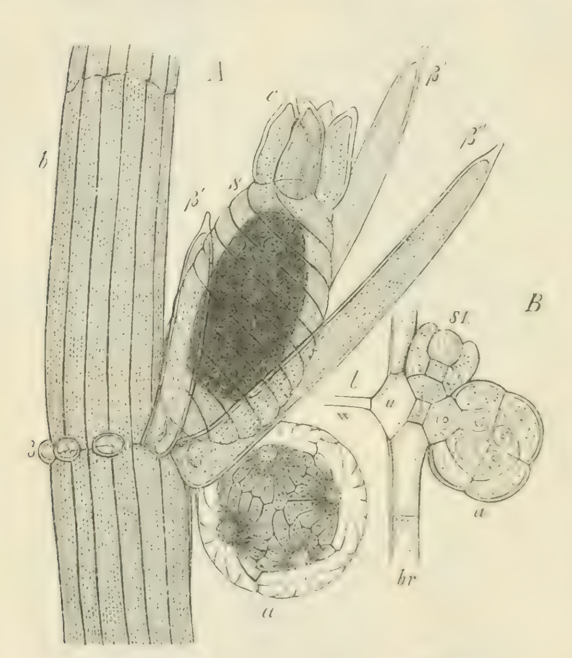


Fig. 306. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexilis im optischen Längsschnitt. Die Zelle *f* hat im Innern des Antheridiums die Köpfchenzellen *c* gebildet. Etwa 500fach vergrößert. Nach SACHS.

Krönchen bilden, dessen fünf Theile durch eine Querwand von den Schläuchen abgegrenzt und bei Nitella durch eine zweite Querwand zweizellig sind. Die Schlauchenden bilden auf dem Scheitel der Eizelle unter dem Krönchen kleine Lücken zwischen sich, durch welche die Spermatozoiden nach der Eizelle gelangen, um sie zu befruchten. Schon vorher erscheint dieselbe mit Oeltropfen und Stärkekörnern dicht erfüllt, nur ihre Scheitelregion enthält reines hyalines Protoplasma; an dieser Stelle verwandelt sich die Membran der Eizelle in Gallerte, durch welche dann die Spermatozoiden eindringen. Nach der Befruchtung, wodurch die Eizelle zur Oospore wird, bleibt sie zunächst im Wesentlichen unverändert; dagegen beschreiben die Zellen der Rinde in Folge weiteren Wachsthums immer niedrigere Spiralwindungen, ihre Innenwände verdicken sich, bräunen sich und verholzen; endlich fällt die hartschalig gewordene nüsschenähnliche Frucht ab.



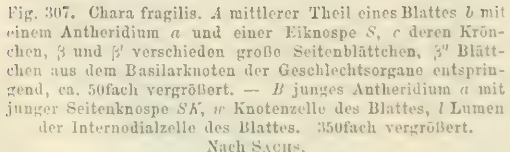


Fig. 307. Chara fragilis. *A* mittlerer Theil eines Blattes *b* mit einem Antheridium *a* und einer Eiknospe *S*, *c* deren Krönchen, β und β' verschieden große Seitenblättchen, β'' Blättchen aus dem Basilarknoten der Geschlechtsorgane entspringend, ca. 50fach vergrößert. — *B* junges Antheridium *a* mit junger Seitenknospe *SK*, *w* Knotenzelle des Blattes, *l* Lumen der Internodialzelle des Blattes. 350fach vergrößert. Nach Sachs.

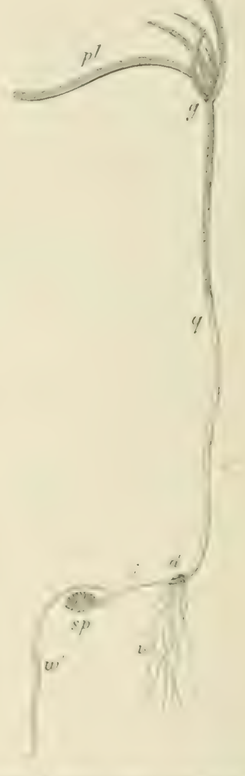


Fig. 308. Keimpflanze von Chara fragilis; *sp* keimende Spore; *i*, *d*, *q*, *pl* bilden zusammen den Vorkeim, bei *d* die Rhizoiden *w''*; *w'* die sogenannte Hauptwurzel; bei *g* die ersten Blätter der zweiten Generation; ca. 4fach vergrößert. Nach Pringsheim.

Nach einer Ruheperiode keimt die Oospore, wobei im Scheitel derselben durch eine Querwand eine kleine linsenförmige, mit feinkörnigem Protoplasma erfüllte Zelle von dem Fett und Stärkeinhalt sich abgrenzt. Diese erste Knotenzelle theilt sich dann durch eine Längswand; die eine der beiden Tochterzellen wächst nun rechtwinklig gegen die Längsaxe der Spore zu einer fadenförmigen chlorophyllbildenden Zellreihe aus, die aber noch nicht den eigentlichen Stengel, sondern einen Vorkeim darstellt (Fig. 308). Die andere Hälfte der ersten Knotenzelle wächst zur ersten Wurzel aus und theilt sich dann in mehrere Zellen, aus denen ebenfalls Wurzelhaare

hervorgehen; sie schwillt daher knotenförmig an (Samenknoten oder primärer Wurzelknoten). Doch wächst bisweilen die erste Knotenzelle direct zu einem Vorkeim aus, ohne Bildung eines primären Wurzelknotens. Der Vorkeim selbst bildet gewöhnlich noch einen zweiten und einen dritten Knoten, die mit schlauchförmigen Zellen abwechseln, stellt also gewissermaßen einen einfachen Characeenstengel dar, ebenso wie das Protonema der Moose als ein einfach gebauter Moosstengel gelten kann. Erst aus dem dritten Knoten geht als seitliche Sprossung des Vorkeimes der eigentliche Stengel hervor in Gestalt einer neuen Zellreihe, welche schon aus ihren untersten Gliedern wenn auch noch unvollkommene Blätter zu entwickeln beginnt.

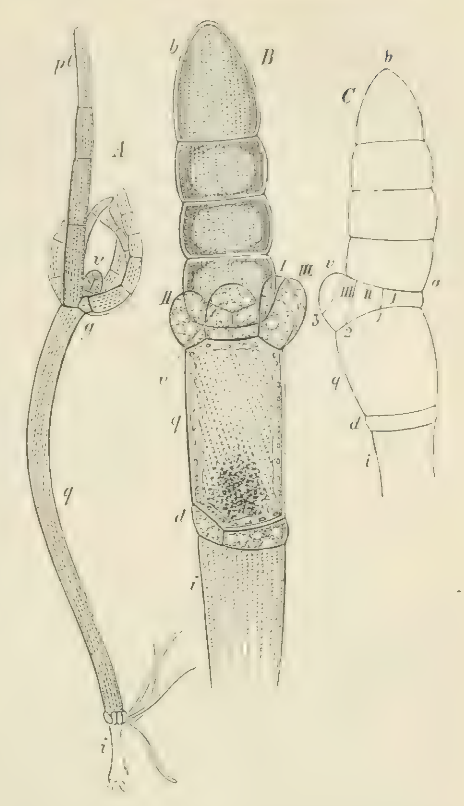


Fig. 309. Chara fragilis. *A* ein ganzer Zweigvorkeim, *i* unterstes blasses Glied unter dem Wurzelknoten, *q* das lange aus der Mutterzelle des Knospengrundes entstandene Glied, *pt* Vorkeimspitze, *g* der Scheinquirl der Blätter, *v* Knospe der zweiten Generation. — *B* oberer Theil eines jüngeren Zweigvorkeimes; Bezeichnung wie in *A*, *b* = *pt*; *I*, *II*, *III* die jungen Blättchen des Uebergangsknotens, *v* Knospe der zweiten Generation. — *C* noch jüngerer Zweigvorkeim, Bezeichnung dieselbe; *I*, *II*, *III* die Zellen, aus denen die Uebergangsknoten entstehen, *v* Scheitelzelle der Stammknospe. Nach Pringsheim.

Es besteht auch eine vegetative Vermehrung. Sie geschieht 1. durch Sprossungen neuer Zweige an überwinterten oder abgeschnittenen Stengelknoten von Chara fragilis, wobei gewöhnlich das untere Internodium der Zweige unberindet ist (nacktfüßige Zweige). 2. durch die sogenannten Zweigvorkeime, welche neben den vorigen aus Stengelknotenzellen oder aus Wurzelgelenken hervorgehen, aber von den Zweigen wesentlich verschieden sind, indem sie aus einfachen Zellreihen bestehen, also den aus den Sporen erzeugten Vorkeimen gleichen, mit denen sie auch darin übereinstimmen, dass der neue Charenstengel als seitliche Sprossung daraus hervorgeht (vergl. Fig. 309). 3. durch knöllchenähnliche Bildungen, nämlich isolirte unterirdische Knoten mit sehr verkürzten Blattquirlen und mit stärkereichen Zellen. — 160 Arten im Süßwasser und Brackwasser.

Literatur. Thuret, Sur les anthéridies des Cryptogames. Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. pag. 19. — Montagne, Multiplication des charagnes par division. Daselbst 1852. T. XVIII. pag. 65. — A. Braun, Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1852 u. 1853. — Pringsheim, Jahrb. f. wissensch. Botanik. III. 1864. — de Bary, Befruchtung der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. Mai 1871. — Keimungsgeschichte der Charen. Bot. Zeitg. 1875. Nr. 23.

§ 122. 4. Klasse. **Phaeophyceae** (Melanophyceae), **Schwarztange.** Dunkelbraune vielzellige Algen von meist großen Dimensionen und hochentwickelten Formen, deren Chlorophyllkörper zugleich einen

braunen Farbstoff, das Phycophäin (I., S. 645) enthalten, welches die grüne Farbe verdeckt. Ungeschlechtliche Vermehrung meist durch **Schwärmsporen, deren zwei Cilien aber nicht an der Spitze des** Schnabels, sondern seitlich inserirt sind, die eine derselbe nach vorn, die andere nach hinten gerichtet. Geschlechtliche Fortpflanzung auf den niedrigsten Stufen isogam, d. h. in der Paarung einander gleicher Gameten bestehend, weiterhin treten differente männliche und weibliche Schwärmer auf, und auf den höchsten Stufen echte kleine Spermatozoiden, welche in Antheridien entstehen, und bewegungslose Eizellen; letztere werden aus den Oogonien ausgestoßen und außerhalb des mütterlichen Organismus von den ersteren befruchtet. Sämmtlich marine Algen.

1. Unterklasse. **Phaeosporeae.** Ungeschlechtliche wie geschlechtliche Fortpflanzungszellen als Schwärmsporen, in einfächerigen oder mehrfächerigen Sporangien sich bildend, welche aus oberflächlichen Theilen der Sprosse auswachsen oder durch Umbildung oberflächlicher Zellen entstehen.

1. Familie. Ectocarpaceae. Thallus bei wenigen eine Zellfläche, die durch Randwachsthum sich vergrößert (Myrionema), bei der Gruppe der Ectocarpeen einfache oder verzweigte Zellfäden, welche sich durch intercalares Wachsthum verlängern, indem die Fäden in eine lange protoplasmafreie Haarzelle endigen und unterhalb des Haares mehrere sehr kurze protoplasmareiche, in Theilung begriffene Zellen den Vegetationspunkt darstellen, von welchem sowohl nach unten dem Faden wie nach oben dem Haar neue Elemente zugefügt werden. Die Reihe der Sphacelarieen hat einen vielastig strauchformigen Thallus, dessen Sprosse mit einer gewöhnlichen Scheitelzelle wachsen, aus deren Segmenten durch Septirung nach verschiedenen Richtungen hin ein mehrreihiger oder parenchymatischer Gewebecylinder hervorgeht (I., Fig. 70, S. 147), an welchem oft ein weitzelliges Mark und eine engzellige Rinde unterschieden werden können (Fig. 310 *B*). In der Sphacelarieen-Reihe schreitet die morphologische Differenzirung bei Sphacelaria und Chaetopteris bis zu derjenigen von Langtrieben und Kurztrieben, deren Scheitelzelle frühzeitig unthätig wird, fort, bei Cladostephus aber sogar bis zu derjenigen von Stengeln, Blättern und Haaren; indem bei den Stengelverzweigungen eine Continuität von Mark und Rinde besteht, die Blätter nur aus der Rinde entspringen und frühzeitig ihr Wachsthum einstellen, und die Haare büschelförmig in den Winkeln der Blattzipfel entstehen (Fig. 310 *B*). Außerdem besitzen die Sphacelarieen Wurzelfäden, die eine ähnliche Gewebebildung wie die Stengelzweige haben, aber dünner sind und nach unten wachsen, bisweilen dabei den Stengeln sich anschmiegen und sie wie mit einer falschen Rinde überziehen. — Die Schwärmsporen, eiförmig, mit farbloser Spitze und braungefärbtem Hinterende, entstehen in besonderen Zellen, den Sporangien. Von diesen giebt es oft an derselben Pflanze zweierlei Arten: einfächerige, wo das Sporangium einzellig bleibt und seinen Inhalt in eine Anzahl Schwärmer zerfallen lässt, und mehrfächerige (Gametangien), wo die Zelle durch Längs- und Quertheilungen vielzellig wird und jede dieser Zellen eine Zoospore erzeugt (Fig. 310 *E*, *F*, S. 95). Zu Sporangien werden Zellen besonderer Zweige des Thallus (Fruchtäste), bei Cladostephus stehen die Sporangien nur an den Blättern und sogar an besonderen Fruchtblättern, welche erst an älteren Gliedern des Stengels aus oberflächlichen Zellen entstehen und daher an ihrer Basis nicht von Rindengewebe umhüllt sind, wie die vor Vollendung des Dickenwachsthums des Stengels entstehenden anderen Seitenglieder (Fig. 310 *B*). Die Schwärmer, auch die aus verschiedenen Sporangien sind hier einander gleich. Sie können zwar ohne Copulation keimen, haben aber

auch den Charakter von Gameten. Nach BERTHOLD sind nämlich von den aus mehrfächerigen Sporangien von Ectocarpus und Scytosiphon entstandenen gleichen Schwärmern die einen weiblich, die anderen männlich; die ersteren setzen sich bald fest und ziehen ihre Cilien ein, worauf die männlichen Schwärmer mit ihnen verschmelzen. Auch die befruchtete Zygospore keimt sogleich zu einem neuen Pflänzchen aus. — Als vegetative Vermehrungsorgane kommen sogenannte Brutknospen vor: eigenthümliche drei- oder vierstrahlige Aestchen, welche abfallen und sich zu neuen Pflanzen entwickeln. — Ueber 100 Arten im Meer.

2. Familie. **Laminariaceae.** Sehr große und hoch entwickelte Meerpflanzen, z. B. Laminaria bis 1 m lang, ein handförmig zertheiltes Blatt auf einem Stiel darstellend,

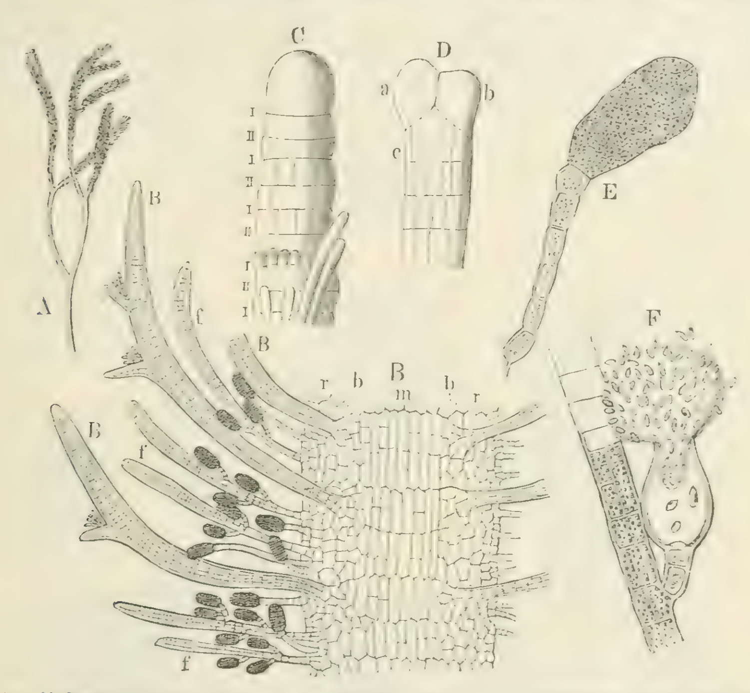


Fig. 310. Cladostephus verticillatus. *A* in natürlicher Größe. *B* Längsschnitt durch den Stengel, *r* Rinde, *m* Mark, *B* quirlständige Blätter, deren Basen in der später entstandenen Stengelrinde eingeschlossen sind; *f* die später aus oberflächlichen Stengelzellen entstandenen Fruchtblätter mit Sporangien. — *C* Stengelspitze mit Scheitelzelle; *I* die successiv entstandenen primären Scheidewände; in diesen Gliederzellen sind durch die Wände *II* secundäre Gliederzellen und dann weiter Scheidewände gebildet, wodurch die Zellreihe in einen Zellkörper übergeht. — *D* Dichotomie der Scheitelzelle durch schiefe Scheidewände in zwei neue Scheitelzellen *a* und *b*. — *E* Fruchtast mit vielfächerigem, *F* ein solcher mit einfächerigem Sporangium, wo der Inhalt in Form von Schwärmsporen entleert wird. *C* nach GEYLER, *B*, *D*, *E*, *F* nach PRINGSHEIM.

der unten durch Haftwurzeln befestigt ist, durch einen intercalaren, zwischen Stiel und Blatt gelegenen Vegetationspunkt wächst und periodisch sein Blatt erneuert, und Macrocystis, welche im Meere bis 300 m lang einen Stengel bildet, an welchem schwertförmige, mit großen Schwimmblasen versehene Blätter sitzen, die sich durch Rissbildung von einander sondern. Die Gewebebildung lässt ein parenchymatisches Mark und eine kleinzellige Rinde unterscheiden; einzelne schlauchförmige Zellen sind protoplasmareich und an ihren Querwänden siebartig durchlöchert, an die Siebröhren der höheren Pflanzen erinnernd (Siebhyphen nach WILLE). Nur einfächerige Sporangien, welche aus oberflächlichen Zellen des Thallus entstehen und entweder eine die ganze Oberfläche desselben bedeckende Schicht bilden oder auf

fleckenförmige Stellen der Oberfläche (Fruchthäufchen oder Sori) beschränkt sind. — 50 Arten im Meer.

3. Familie. Cutleriaceae. Den Ectocarpaceen sich anschließend, aber durch die entwickeltere Sexualität von ihnen unterschieden. Die mehrfächerigen Sporangien erzeugen nach JANCZEWSKI verschiedene Schwärmer, die mit einander copuliren; weibliche (Macrogameten), die viel größer sind, und männliche (Microgameten), die ganz den Spermatozoiden der Fucaceen gleichen. Aus der befruchteten Oospore entwickelt sich zunächst ein kriechender Flachspross, aus welchem erst die aufrechten wieder Geschlechtsorgane bildenden Sprosse hervorgehen.

2. Unterklasse. Cyclosporeae. Geschlechtliche Fortpflanzung durch bewegungslose nackte Eizellen, welche durch bewegliche sehr kleine birnförmige, mit zwei Cilien versehene Spermatozoiden befruchtet werden. Antheridien und Oogonien im Innern besonderer durch Neubildung unter der Thallusoberfläche entstehender Behälter (Conceptacula).

Familie Fucaceae. Ansehnliche Algen mit cylindrischem, zweig- und blatt-

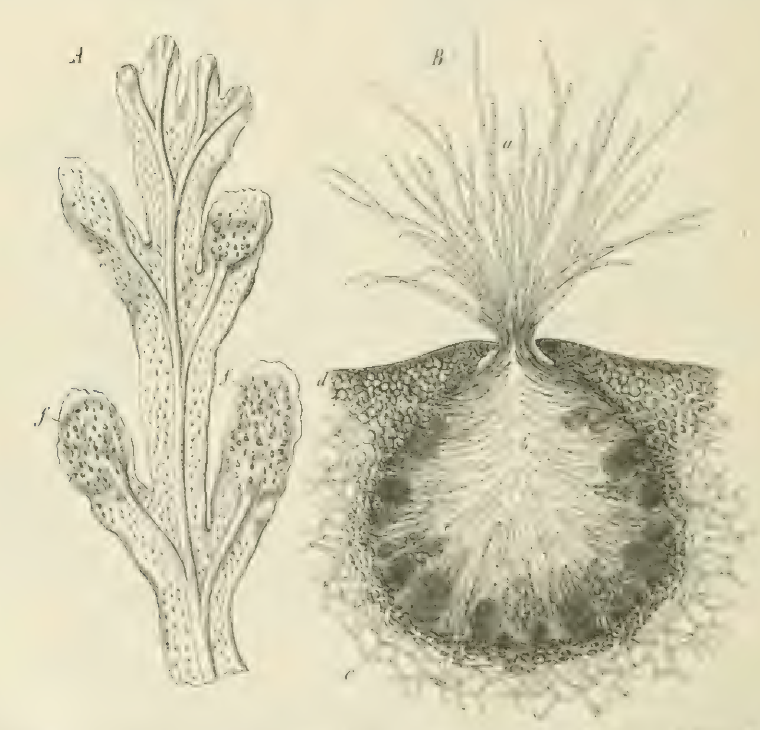


Fig. 311. Fucus platycarpus. A Ende eines größeren Zweiges in natürlicher Größe, ff fertile Zweige. — B Querschnitt eines Fruchtbehälters, d Hautgewebe des Thallus, a die aus der Mündung hervorragenden Haare, b innere Haare, c Oogonien, e dazwischen stehende Antheridien (vergl. Fig. 312, S. 97). Nach THURET.

förmige Seitenglieder tragendem oder flach bandförmigem und dichotom verzweigtem Stengel, bestehend aus parenchymatischem Gewebe, und zwar meist aus einem Mark und einer kleinzelligen Rinde, welche an der Oberfläche eine differenzirte

Epidermis bildet und die Chromatophoren enthält; auch hier häufig secundäres Dickenwachsthum an der Außenseite der Rinde (ähnlich wie in Fig. 310, S. 95). Häufig lufterfüllte Hohlräume (Schwimmblasen), welche bei Fucus etc. in der Thallusmasse liegen, bei Sargassum in Seitenästchen, die dadurch wie gestielte Blasen erscheinen.

Antheridien und Oogonien stehen hier ebenfalls in Fruchthäufchen, die aber in das Gewebe des Thallus eingesenkt sind, indem ihre Ränder sich über dieselben wallartig erheben und einen engen Eingang bilden, aus welchem gewöhnlich die Haare pinselartig hervorragen (Fig. 311, S. 96). Diese Häufchen nennt man Fruchtbehälter (conceptacula). Bei Fucus sind sie auf den Enden der Thalluszweige in kopfartige Fruchtstände vereinigt (Fig. 311 *A*), bei anderen Gattungen stehen sie an besonderen kleinen Zweigen. Sie sind erfüllt mit vielen gegliederten Haaren, welche aus den Zellen der Innenwand entspringen und zwischen denen die Fortpflanzungsorgane stehen (Fig. 311 *B*). Diese sind zuerst durch Thuret und Pringsheim genauer bekannt geworden. Die Oogonien sind große kuglige oder längliche, auf einer



Fig. 312. Fucus vesiculosus. *A* mit Antheridien *a* besetztes verzweigtes Haar. — *B* Spermatozoiden. — *I* ein Oogonium *og*, dessen Inhalt in acht Portionen (Eier) getheilt ist, umgeben von einfachen Haaren *p*. — *II* Entleerung der Eier, die Haut *a* ist aufgeplatzt, die innere *i* bereit sich zu öffnen. — *III* Ei von Spermatozoiden umschwärmt. — *IV* und *V* Keimung der Oospore. (*B* 330-, die übrigen 160fach vergrößert). Nach Thuret.

kurzen Stielzelle sitzende Zellen mit reichlichem, dunkelgefärbtem Inhalte, aus welchem eine, zwei, vier oder acht Befruchtungskugeln oder Eier werden (Fig. 312). Nach Oltmanns entstehen überall im Oogonium acht Kerne; von diesen werden bei Fucus sämmtliche zu Eiern, bei anderen Gattungen aber werden vier, sechs oder sieben bei der Eibildung ausgeschieden und nur die übrigen zu Eiern ausgebildet. Später entleert sich der Inhalt des Oogoniums, indem er umgeben von einer inneren Hautschicht desselben austritt, welche in der Folge ebenfalls sich öffnet und die Eier entlässt (Fig. 312, *II*). Die Antheridien stehen an verzweigten Haaren als Zweiglein derselben (Fig. 312, *A*); ein jedes ist eine ovale Zelle, in welcher das Protoplasma in die zahlreichen, länglichen, zugespitzten, mit einem rothen Augenpunkt versehenen Spermatozoiden zerfällt. Diese sind beweglich durch zwei vor- und rückwärts gerichtete seitliche Cilien, schwärmen aus und sammeln sich behufs der Befruchtung in großer Anzahl um die freigewordenen, aber bewegungslosen Eier (Fig. 312, *III*). Behrens hat hier constatiren können, dass die Spermatozoiden aus eben so vielen Kernen der Antheridienzellen entstehen, und dass in den soeben befruchteten Eizellen zwei bald noch getrennte, bald bereits verschmolzene Kerne nachweisbar

sind, woraus also auf das wirkliche Eindringen eines Spermatozoids in die Eizelle zu schließen ist. Letztere umhüllt sich nach der Befruchtung mit einer Membran und stellt dann die mit dunkelolivenbraunem Inhalte erfüllte Oospore dar. Bei manchen Arten kommen in den Conceptakeln Oogonien und Antheridien zusammen vor (Fig. 312); andere sind diöcisch, indem die Conceptakeln gewisser Individuen nur die männlichen, diejenigen anderer nur die weiblichen Organe enthalten. Die reifen Oosporen sind sogleich keimfähig (Fig. 312, *IV*, *V*). — 200 Arten im Meere.

3. Unterklasse. **Dictyotales.** Geschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche Sexualzellen. Die Antheridien erzeugen zahlreiche bewegungslose männliche Zellen (Spermatien), die Oogonien je eine Eizelle. Ungeschlechtliche Vermehrung in Sporangien, welche zwei oder vier unbewegliche Sporen (Tetragonidien) erzeugen. Diese Algen ähneln also in den Fortpflanzungsorganen den Rhodophyceen und nehmen daher eine Mittelstellung zwischen diesen und den Phäophyceen ein.

Familie Dictyotaceae. Braune Algen mit flachem fächerförmigem oder bandförmigem und regelmäßig dichotom verzweigtem Thallus mit Scheitelzelle. Meeresalgen.

Literatur. Nägeli, Die neueren Algensysteme. Zürich 1847. — Kützing, Phycologia generalis. Leipzig 1843. — Tabulae phycologicae. Nordhausen 1847. — Le Jolis, Examen des espèces etc. de Laminaria. Nova acta acad. Leop. Carol. 1855. — Thuret, Ann. des sc. nat. 3. sér. T. XIV. u. XVI., 4. sér. T. II. — Pringsheim, Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes. Monatsber. d. Berliner Akad. 1855. — Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe. Abhandl. der Berliner Akad. 1873. — Geyler, Zur Kenntniss der Sphacelarieen. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik 1865. — Reinke, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. 1876 und 1877. — Untersuchungen über die Cutleriaceen etc. Nova acta acad. Leop. Carol. XL. — Tilopterideen. Botan. Zeitg. 1889. Nr. 7. — Rostafinski, Beiträge zur Kenntniss der Tange. Leipzig 1876. — Janczewski, Observations sur l'accroissement du thalle des Phéosporées. Mém. de la soc. nat. de Cherbourg 1875. — Les propagules du Sphac. cirrhosa. Daselbst 1872. — Thuret und Bornet, Etudes phycologiques. Paris 1878. — Falkenberg, Befruchtung von Cutleria. Mittheil. d. zool. Stat. zu Neapel. I. 1876. — Göbel, Zur Kenntniss einiger Meeresalgen. Botan. Zeitg. 1878. — Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung der Phäosporeen. Mittheil. d. zool. Stat. zu Neapel. II. 1881. — Janczewski, Etudes algologiques. Ann. des sc. nat. Bot. 6. sér. T. 16. 1883. — Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Förhandlingar XXI. 1885. Nr. 12. — Dodel-Port, Biologische Fragmente. I. Cystoseira barbata. Cassel und Berlin 1885. — Grabendörfer, Beiträge zur Kenntniss der Tange. Botan. Zeitg. 1885. Nr. 39. — Behrens, Befruchtungsvorgänge bei Fucus vesiculosus. Berichte d. deutsch. bot. Ges. IV. 1886. pag. 92. — Oltmanns, Beiträge zur Kenntniss der Fucaceen. Biblioth. botan. Heft 14. 1889. — Guignard, Développement et constitution des Anthérozoides des Fucacées. Journ. de Micrographie. XIII. 1889. pag. 183. — Rosenthal, Macrocystis und Thalassiophyllum. Flora 1890. pag. 105.

§ 123. 5. Klasse. **Rhodophyceae. Rothtange.** Rosenrothe bis violette, vielzellige Algen von meist ziemlich großen Dimensionen und hochentwickelten Formen, deren Chlorophyllkörper zugleich einen röthlichen Farbstoff, das Phycoerythrin (I., S. 645) enthalten, welches die grüne Farbe verdeckt. Ungeschlechtliche Vermehrung durch unbewegliche, aus einer Theilung von Mutterzellen hervorgehende Sporen (Gonidien genannt). Geschlechtliche Befruchtung durch ebenfalls unbe-

wegliche, membran-, aber auch cilienlose, nur passiv bewegliche männliche Geschlechtszellen Spermatien, wobei der weibliche Sexualapparat, das Prokarp, aus zwei Theilen von verschiedener Function besteht, einem Empfängnissapparat, Trichogyn oder Empfängnissfaden genannt, mit welchem die Spermatien copuliren, und einem Theil, der in Folge der Befruchtung zur Bildung von Sporen Karposporen angeregt wird, also die Eizelle vorstellt und den Namen Karpogon führt. In den Spermatien ist ein Zellkern vorhanden, seine Verschmelzung mit demjenigen der Eizelle ist wahrscheinlich, doch noch nicht beobachtet.

1. Unterklasse. **Bangiales.** Die Eizellen copuliren direct mit den Spermatien und werden dadurch ohne weiteres oder nach Theilung in mehrere Zellen zu Sporen. Die ungeschlechtlichen Gonidien entstehen **meist durch Achttheilung einer Mutterzelle.**

Familie Bangiaceae. Thallus aus Zellenfäden (Bangia) oder aus einschichtigen Zellflächen bestehend (Porphyra). Die Spermatien entstehen direct aus einer Thalluszelle, welche unter Entfärbung in eine Anzahl kleiner Zellen zerfällt, die durch Verquellen der Zellmembran als membranlose, unbewegliche Zellchen frei werden und passiv nach dem Prokarp getrieben werden. Letzteres unterscheidet sich nur durch eine kleine Ausstülpung, welche das rudimentäre Trichogyn darstellt, von den vegetativen Thalluszellen. Das Karpogon ist hier die zu befruchtende Eizelle selbst. Nachdem ein Spermatium mit dem Trichogyn verschmolzen ist, theilt sich die Karpogonzelle in acht Sporen, welche als nackte, eine Zeit lang amöboide Bewegungen zeigende Protoplasmakugeln entleert werden, dann sich mit einer Membran umgeben und keimen. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist also hier noch im Wesentlichen so wie bei Oedogonium (S. 85) und Coleochaete (S. 86). — Die Gonidien entstehen ebenfalls aus einzelnen Thalluszellen durch Achttheilung derselben, die auch als nackte Zellen frei werden und später sich umwanden. — Meist kleinere Algen im Meer und Süßwasser.

2. Unterklasse. **Florideae.** Das Prokarp mit charakteristisch entwickeltem Trichogyn, welches als haarförmige Zelle auf dem einzelligen Karpogon steht. Letzteres wird in Folge der Befruchtung zu einem Zellbildungsprocess angeregt, der seinerseits erst zur Entstehung der Karposporen und oft auch zur Bildung besonderer Umhüllungen führt; die ganze so erzeugte Frucht wird als Cystokarp bezeichnet. Ungeschlechtliche Vermehrung durch Gonidien, welche meist durch Viertheilung einer Mutterzelle entstehen und Tetragonidien oder Tetrasporen heißen.

Der Thallus besteht entweder nur aus Zellfäden, welche durch eine Scheitelzelle sich verlängern und deren seitliche Aeste oft wegen begrenzten Wachsthums als Blätter gelten können (Ceramiaceen, Helminthocladiaceen); bisweilen kommen dabei sogenannte Berindungsfäden vor, d. s. Zellreihen, welche aus den untersten Gliedern der Aeste entspringen und, auf der Oberfläche des Stengels abwärts wachsend, diesen mit einer falschen Rinde überziehen. Bei den meisten Florideen ist jedoch der Thallus ein Gewebekörper von fadenförmiger oder schmal bandartiger Gestalt und dichotomer oder monopodialer Verzweigung, wobei meist auch mit höherem Verzweigungsgrade die Aeste an Länge und Stärke abnehmen. Das Wachsthum erfolgt auch hier mittelst einer Scheitelzelle oder mehrerer Scheitelzellen, indem mehrere verbundene Zellreihen wie ein Ganzes fortwachsen. Die Gewebebildung lässt hier häufig innere längste, schlauchähnliche farblose Zellen unterscheiden, auf welche

nach außen immer kurzere mit gefärbtem Inhalte folgen; bisweilen sind die inneren schlauchähnlichen Zellen protoplasmareich und an ihren Querwänden siebartig durchlöchert (Siebhyphen nach Wille). Häufig wachsen in diesen Geweben die Zellen in dünnere Fäden aus, welche sich zwischen den anderen Zellen nach unten drängen, ähnlich den Berindungsfäden. Es giebt auch hohle cylindrische Formen (Lemanea). Eine dritte Thallusform sind die meist mehrschichtigen, scheibenförmigen, bilateralen Körper, welche mit der Unterseite dem Substrate aufgewachsen centrifugal am Umfange wachsen (Squamariaceen und Melobesia). Die meisten Florideen haben weiche Zellmembranen, welche die Neigung haben, in den äußern Schichten gallertartig aufzuquellen; die der Corallineen sind mit Kalk inkrustirt.

Die Tetragonidien entstehen als anfangs membranlose, unbewegliche Zellen meist zu je vier in einer Mutterzelle, manchmal auch nur einzeln oder zu zwei oder acht reihenförmig geordnet. Bei den aus Zellfäden bestehenden Florideen werden sie in der Endzelle seitlicher Fäden gebildet (Fig. 314, S. 101); sonst liegen sie im Thallusgewebe eingebettet, oft in besonders geformten Zweigen oder in Verdickungen der Thallusrinde. Die Geschlechtsorgane stehen manchmal an denselben Individuen, welche Gonidien tragen, häufiger aber an solchen, welche keine Gonidien bilden, entweder monöcisch oder diöcisch. Der Sexualact ist bei den Rhodophyceen zuerst von Bornet und Thuret entdeckt worden. Die Spermatien werden in Antheridien gebildet, das sind meist kleine Büschel kurzer, dichtästiger Fäden, deren Endzellen je eine nackte, erst später umwandete, unbewegliche männliche Zelle, das Spermatium bilden und entleeren. Bei dem blattförmigen Thallus bedecken die Antheridien fleckenförmige Stellen der Oberfläche oder befinden sich in kleinen dem Thallus eingesenkten Hohlungen; es sind hier umgewandelte Zellen der Rinde oder kleine haarförmige Organe. Die Spermatien werden passiv durch das Wasser nach den Trichogynen bewegt, an diesen haften sie direct an und vereinigen ihren Inhalt mit dem der letzteren. Die Prokarpien und ihre eigenthümliche Befruchtung mögen hier an einigen Beispielen in Fig. 313 u. 314 beschrieben werden. Wenn die Copulation der Spermatien mit der haarförmigen Trichogynzelle erfolgt ist, grenzt sich der Bauchtheil des Prokarps als einzelliges Karpogon oder befruchtete Eizelle von dem nun absterbenden Trichogyn ab. Die Eizelle wird nun hier nicht selbst zu den Sporen, sondern sie wächst in Folge der Befruchtung zunächst zu einem neuen Gebilde, dem Gonimoblast, aus: sie wird durch Theilungen vielzellig (bisweilen ist sie auch schon vor der Befruchtung mehrzellig), die Theilzellen sprossen zu einer Anzahl verzweigter Zellfäden aus, die zusammen

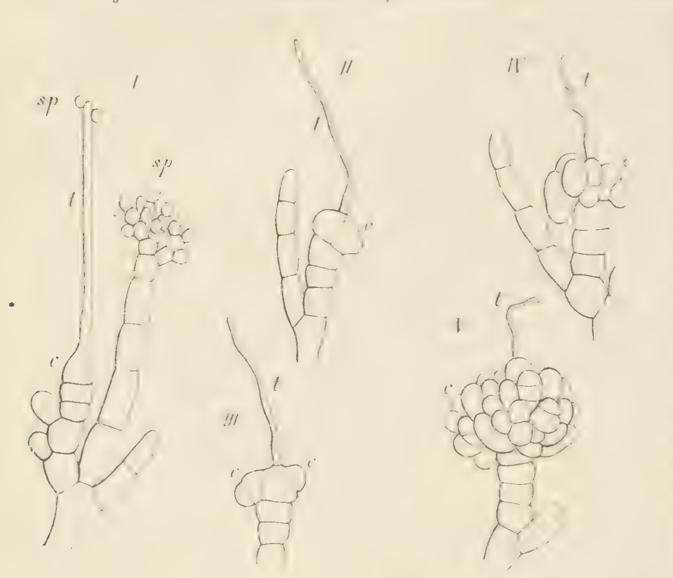


Fig. 313. Nemalion multifidum. *I* ein Zweig mit dem Karpogon *c* und Spermatozoiden *sp*; *II*, *III* beginnende Fruchtbildung; *IV*, *V* Ausbildung des Sporenhaufens. — *t* bedeutet überall Trichogyne, *c* Karpogon und Frucht. Nach Thuret und Bornet.

einen dichten Haufen bilden. Dieses sind sporenbildende Fäden, deren Endzellen und bisweilen auch Gliederzellen sich zu den unbeweglichen Karposporen entwickeln. Bisweilen sprossen außerdem unterhalb des Karpogons, aus sterilem Thallusgewebe, Zellen hervor, die zu einer Fruchtwand um die Gonimoblasten heranwachsen. Dadurch wird die ganze Frucht, Cystokarp genannt, zu einem vom Thallus deutlich sich abhebenden Organe, mag sie demselben als Zweig außen ansitzen oder mag sie dem Thallus eingelagert sein, wobei sie gewöhnlich von verdickten und emporgewölbten, am Scheitel durchbrochenen Rindenschichten des Thallus fruchtwandartig überdeckt wird. Der hier beschriebene Fall, wo die Ei- oder Karpogonzellen direct zu einem Gonimoblast auswachsen, trifft z. B. bei Nemalion und Batrachospermum zu. Bei der Mehrzahl der Florideen ist aber der Befruchtungsprocess noch eigenartiger. Die Befruchtung wird hier von der Eizelle aus erst noch weiter geleitet, indem dieselbe auswächst in einen kurzen oder in mehrere verzweigte oder unverzweigte mehrzellige lange Schläuche, die Ooblastemfäden. Diese wachsen nach mehr oder weniger entfernt und zerstreut im Thallus liegenden Zellen hin, um mit diesen zu copuliren. Diese letzteren Zellen, Auxiliarzellen genannt, stellen trichogynlose Karpogonien dar, die also nicht direct, sondern auf diesem Umwege befruchtet werden, worauf auch sie in verschiedenartiger Weise zu Gonimoblasten und dann zu Cystokarpien sich ausbilden. Ein Polymorphismus in der Entwickelung von Florideen ist von Sirodot bei Batrachospermum nachgewiesen, indem hier bei der Keimung zuerst ein Jugendzustand, eine Art Vorkeim gebildet wird, welcher früher für eine eigene Gattung Chantransia gehalten wurde und auf welchem erst, besonders durch günstige Beleuchtungsverhältnisse befördert, die die Geschlechtsorgane tragende Batrachospermum-Form sich entwickelt. Auch Lemanea hat einen Chantransia-förmigen Vorkeim. — Ueber 300 Arten größtentheils im Meer, wenige im Süßwasser; sie bilden eine größere Anzahl Familien.

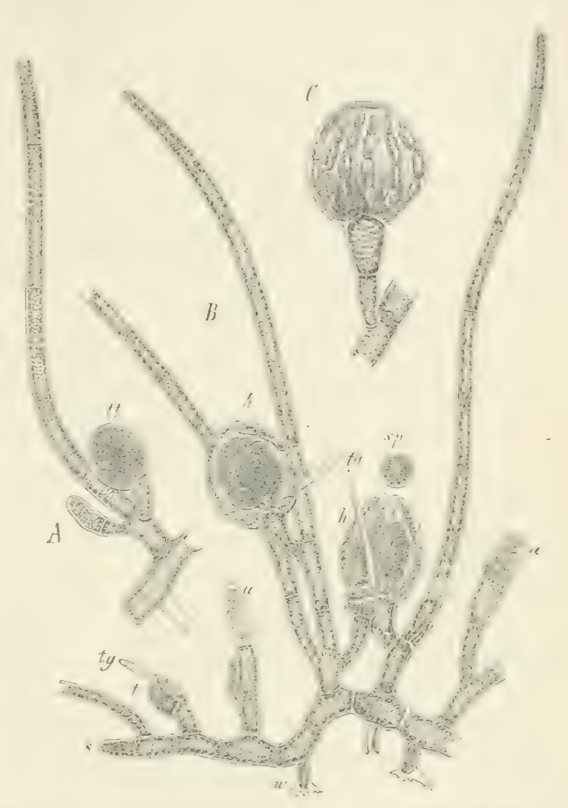


Fig. 314. Lejolisia mediterranea. *A* Stück eines kriechenden Fadens mit Wurzelhaar und aufrechtem Aste, dessen unteres Glied einen Zweig mit Tetragonidien *tt* trägt. — *B* geschlechtliche, monöcische Pflanze; *w* Wurzelhaare des kriechenden Stammes, dessen Scheitelzelle bei *s* liegt, und dessen aufrechte Zweige die Geschlechtsorgane tragen: *a* Antheridien, *tg* Trichogyn neben dem Scheitel *t* des Fruchtastes, *h* Hülle des Cystokarps, *sp* eine aus dem Cystokarp ausgetretene Spore. — *C* entleertes Cystokarp, dessen Hülle aus Zellreihen besteht. 150fach vergrößert. Nach Bornet.

Literatur. Kützing, Phycologia generalis. Leipzig 1843. — Tabulae phycologicae. Nordhausen 1847. — Nägeli, Die neueren Algensysteme. Zürich 1847. — Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Zürich 1855 u. 1857. — Cramer, Untersuchungen über die Ceramiaceen. Zürich 1863. — Thuret, Ann. des sc. nat. 1855. — Bornet und Thuret, Ann. des sc. nat. 1867. pag. 137. — Notes algologiques. Paris 1876 und 1880. — Etudes phycologiques. Paris 1878. — Janczewski, Notes sur le développement du Cystocarpe dans les Floridées. Mém. de la soc. de Cherbourg. 1876. — Etudes anatomiques sur les Porphyra. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XVII. — Solms-Laubach, Fruchtentwickelung von Batrachospermum. Botan. Zeitg. 1867. — Ueber Corallina in Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Leipzig 1881. — Berthold, Zur Kenntniss der Bangiaceen und Cryptonemiaceen. Mittheil. d. zool. Stat. z. Neapel. Leipzig 1883 u. 1884. — Schmitz, Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1883. pag. 215. — Sirodot, Les Batrachospermes. Paris 1884. — Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Förhandlingar. XXI. 1885. Nr. 12. — Entwickelungsgeschichte der physiolog. Gewebesyst. bei einigen Florideen. Nova Acta Ac. Leop. Carol. LII. 1887. pag. 51. — Ketel, Untersuchungen über Lemanea. Greifswald 1887. — Bornemann, Zur Kenntniss der Lemaneaceen. Freiburg 1887.

VI. Unterabtheilung.

Fungi (Eumycetes, echte Pilze).

§ 121. Ein- oder mehrzellige, chlorophylllose, daher organischer Nährstoffe bedürftige, als Parasiten oder Saprophyten sich ernährende Pflanzen; Zellen mit echtem Spitzenwachsthum, daher fadenförmig und meist zweigbildend, Hyphen genannt. Der Vegetationskörper, Mycelium, besteht meist aus zahlreichen Hyphen, die durch Zweigbildung zusammenhängen und im Substrate umherwachsen. Fortpflanzung durch Sporen, die meist auf besonderen vom Mycelium entspringenden Zellen oder Zellkörpern, generell Fructificationsorgane oder Fruchtträger genannt, zur Entwickelung kommen. Sporenbildung in mannigfaltigen Formen, aber vielfach mit der der Algen übereinstimmend, auf geschlechtlichem Wege nur bei den Phycomyceten mit Sicherheit bekannt, und hier in ganz analogen Formen wie bei den Algen.

Die Hyphen der Pilze besitzen eine wohl differenzirte Zellhaut, die jedoch aus einer besonderen Modification von Cellulose (I., S. 79) besteht. Ueber die Frage der Zellkerne bei den Pilzen ist I., S. 25 zu vergleichen. Die typische Form der Hyphen ist die von Schläuchen oder Fäden, welche seitlich monopodial sich verzweigen und entweder ungegliedert, also einzellig, oder durch Querwände abgetheilt sind, also aus Zellenreihen bestehen (I., S. 99). Eine bloße Abweichung von der Fadenform der Hyphen ist die hefeartige Sprossung (I., S. 4), wo die Gliederzellen das weitere Längenwachsthum und die Verzweigung immer von einer ganz kleinen Stelle der Zellhaut ausgehen lassen, so dass sie durch eine sehr enge Verbindungsstelle abgegrenzt sind und daselbst sich leicht von einander trennen. Die Sprosszellen sind dabei von kugeliger, ellipsoidischer

oder cylindrischer Gestalt. Diese Sprossung, welche für die Spross- oder Hefepilze besonders charakteristisch ist, kommt aber bei sehr verschiedenartigen Pilzen vor und wird oft durch bestimmte äußere Umstände bedingt.

Die Myceliumbildung zeigt nach den Verhältnissen der Lebensweise der Pilze manche Verschiedenheiten, aber keine systematisch verwerthbaren Unterschiede. Morphologisch wie physiologisch entspricht das Mycelium dem Rhizom der übrigen Pflanzen, indem es in das jeweilige Substrat eindringt und die Nahrung aus demselben aufnimmt. Bei den einfachsten Formen, den Chytridien, ist die Mycelbildung kaum angedeutet, indem die einzige kugelige oder ovale Zelle bald ganz zum Zoosporangium wird. Bei den höheren saprophyten Pilzen durchwuchern die Fäden des Myceliums oft auf sehr weite Strecken das Substrat (z. B. bei den erdbewohnenden Schwämmen große Plätze auf Wiesen und in Wäldern), bei den Parasiten bald nur ganz kleine Partien eines Pflanzentheiles, bald den ganzen Pflanzenkörper, ganze Wurzeln und Stämme der Bäume. Von der Art und Weise, wie die Myceliumfäden der parasitischen Pilze sich in den Geweben ihrer Wirthe ansiedeln und wie sie hier bald nur auf oder zwischen den Zellen derselben wachsen, bald in dieselben eindringen und dann also die festen Zellmembranen durchbohren, desgleichen wie auch die Saprophyten oft feste Theile des Nahrungs-Substrates durchwuchern und auflösen, ist I., S. 507 die Rede gewesen. Morphologisch ist dabei oft die Bildung besonderer Organe an den Myceliumfäden und an den Keimschläuchen der Sporen bemerkenswerth: kleine Fortsätze oder Ausstülpungen der Fäden, die entweder sich nur fest an den fremden Körper anheften und dann Haftorgane Appressorien heißen, oder in denselben zwecks Nahrungsaufnahme eindringen und dann Saugorgane Haustorien genannt werden. — Durch Verflechtung von Hyphen entstehen besondere Mycelformen, welche verschiedenartige Pilze außer dem gewöhnlichen Mycelium bilden. Sehr häufig kommen z. B. mehr oder minder dicke Mycelstränge vor, deren entwickeltste Formen die früher mit dem Namen Rhizomorpha belegten Bildungen sind, die z. B. bei Agaricus melleus vorkommen: sehr lange und verschieden dicke wurzelähnliche, aus einer braunen Rinde und einem hellen Mark bestehende, an den Enden mit Vegetationsspitzen wachsenden Gebilde. Durch Verflechtung entstehen auch die als Sclerotien bezeichneten Dauerzustände des Mycels vieler Pilze: knöllchenförmige Körper von verschiedener Gestalt, welche längere Zeit Austrocknung vertragen, um dann bei günstigen Vegetationsbedingungen sich weiter zu entwickeln. Sie bestehen aus einer Rinde und einem inneren compacten Gewebe, dessen Membranen oft sehr dick und von knorpelartiger Consistenz sind, so dass die Entstehung aus verflochtenen Hyphenästen im fertigen Zustande oft nicht mehr deutlich wahrnehmbar ist. Sowohl die Rhizomorphen als auch die Sclerotien sind Dauerzustände, aus welchen nach einer Ruheperiode Fructificationsorgane hervorsprossen können.

In die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Fructificationsorgane der Pilze ist neuerdings durch Brefeld insofern Klarheit gebracht worden, als

die vergleichenden Untersuchungen dieses Mycologen in überzeugender Weise die phylogenetische Entwickelung der Fortpflanzungsorgane der Pilze aus denjenigen der Algen gelehrt haben, wie wir denn die Pilze als eine von den Algen sich abzweigende, an parasitische oder an saprophyte und meistens auch terrestrische Lebensweise mannigfaltig angepasste Entwickelungsreihe zu betrachten haben. Die Fortpflanzungsorgane der Pilze lassen sich zunächst unter zwei Hauptformen bringen. Die eine stimmt mit der unter den Algen verbreiteten überein: sie entspicht dem Typus des *Sporangiums*, wo also im Inneren einer Zelle die Sporen gebildet werden. Dieses geschieht bei den Phycomyceten, welche die den Algen ähnlichsten Pilze sind, in Formen, die im Wesentlichen völlige Uebereinstimmung mit den Algen zeigen. Es wiederholt sich nämlich hier in ganz derselben Form die Bildung von *Schwärmsporen*. Doch werden hier auch mit Zellhaut umgebene ruhende, sogenannte *Endosporen* in Sporangien gebildet. Ebenso wiederholen sich hier die geschlechtlich differenten Sporangien, also *Oogonien* und *Antheridien*, und bei den Zygomyceten die Copulation gleichartiger Myceläste, die dann als reducirte Sporangien zu betrachten sind und deren sich vereinigender Inhalt zu *Zygosporen* wird, gerade so wie bei den Conjugaten unter den Algen. Die zweite Hauptform, wo die Spore als *Conidie* bezeichnet wird, ist bei den Pilzen aus der ersten hervorgegangen: die Conidie ist als ein reducirtes Sporangium, als ein Schließsporangium, zu betrachten, indem die Sporenbildung in dem letzteren unterbleibt und dieses selbst zur Spore wird, die dann durch Abschnürung von dem Fruchtträger sich trennt. Die Reduction des Sporangiums zur Spore ist in manchen Fällen noch deutlich nachweisbar: so bei den Peronosporaceen, wo die Spore zwar meistens sich wie eine Conidie verhält und mit Keimschlauch keimt, manchmal aber das Verhalten eines Sporangiums annimmt und dann seinen Inhalt in Form von Schwärmsporen gebiert; ebenso ist von Brefeld bei Thamnidium und Chaetocladium unter den Zygomyceten die Reduction von Sporangien zu Conidien direct verfolgt worden. Die Fructification in Form von Conidien ist augenscheinlich eine für die terrestrische Lebensweise der Pilze mit Rücksicht auf die Verbreitung der Sporen in der Luft vortheilhafte Anpassung und daher auch überaus verbreitet unter den Pilzen. Die Art der Conidienbildung zeigt im Besonderen wieder eine große Mannigfaltigkeit, die sich in folgenden Punkten ausspricht. Der Tragfaden schnürt entweder überhaupt nur eine einzige Conidie ab oder successiv mehrere, so dass dann eine *Sporenkette* entsteht. Der letztere Fall kommt in zwei Formen vor. Entweder bildet sich die Sporenkette basipetal, die oberste Spore ist die älteste, indem der Tragfaden nach Abschnürung der ersten Spore an seiner Spitze abermals um ein Stück sich verlängert und dieses dann wieder als Spore abschnürt (Penicillium, Conidien von Erysiphe [Fig. 350 u. 351, S. 140], von Aecidium etc.). Eine unwesentliche Abweichung hiervon ist der Fall, wo der Träger unthätig bleibt und durch abwärts fortschreitende Abgliederung ein Stück nach dem andern als Conidie abgrenzt, also unter Kürzerwerden (Oidium lactis). Oder die Sporenkette wächst acropetal.

die unterste Spore ist die jüngste, indem jede Spore die nächst jüngere durch Sprossbildung an ihrer Spitze oder wohl auch an ihrer Seite (wodurch verzweigte Sporenketten entstehen) erzeugt (Cladosporium etc.). Eine große Mannigfaltigkeit wird ferner dadurch bedingt, dass der Träger bald nur an seinem Scheitel eine einzige Spore oder Sporenkette trägt, bald mehrere, die neben einander an der Spitze desselben erzeugt werden, was bis zur Bildung von Sporenköpfen sich steigern kann; ferner dadurch, dass der Träger in verschiedener Form verzweigt sein kann und jeder seiner Zweige nach diesem oder jenem Modus die Sporen bildet.

In den höheren Pilzreihen, die von den Phycomyceten ausgehen, setzen sich diese beiden Fruchtformen fort, und zwar derart, dass die eine Reihe, die Ascomyceten, Sporangien besitzt, die hier eine ganz bestimmte Form angenommen haben, für welche die Bezeichnung Ascus gebräuchlich ist und die wir unten genauer beschreiben, neben denen aber meist auch auf mannigfaltige Weise Conidien gebildet werden, während die andere, jener parallele Reihe, die Basidiomyceten, ausschließlich conidientragende Formen enthält. Wo aber ebenfalls die conidienbildende Zelle eine bestimmtere Form angenommen hat, welche Basidie genannt wird und die unten ebenfalls näher beschrieben ist.

Beide Fruchtarten, Sporangien und Conidien, können nun wieder in zweierlei Formen auftreten, von denen die eine als die höhere Entwickelungsstufe aus der anderen hervorgegangen ist. Diese Differenzirung beginnt schon bei den Phycomyceten, erreicht aber den höchsten Grad erst bei den höheren Pilzen. Das Sporangium entspringt nämlich entweder unmittelbar vom Mycelium, es ist nicht von einem besonderen Fruchtkörper eingeschlossen oder getragen (exosporangische Formen), oder die Sporangien sind in Mehrzahl von einer fruchtartigen Hülle umgeben (carposporangische Formen). Dasselbe gilt nun auch von den Conidienträgern, beziehentlich den Basidien. Diese Fruchtkörper sind aus zahlreichen, mit einander vereinigten Hyphen von mannigfaltiger Beschaffenheit aufgebaut und ihrer Form nach sehr verschiedenartig, und vielfach kehren sogar die analogen Formen in den beiden Reihen der Ascomyceten und Basidiomyceten wieder.

Man kann mit Brefeld noch eine accessorische Fruchtform bei manchen Pilzen unterscheiden: die Chlamydospore. Sie entsteht aus einzelnen Gliederzellen der Mycelfäden, deren Inhalt sich concentrirt, abrundet und mit einer Membran umgiebt und so zu einer sporenartigen Zelle wird. Bei Mucorineen zeigt sich, dass die Chlamydospore eine Fruchtträgeranlage ist, welche Sporenform angenommen hat; die Zelle des Mycelfadens, aus welcher ein Sporangienträger hervorgehen sollte, wird, wenn letzterer an seiner Entwickelung verhindert ist, zur Spore. Die Chlamydosporen können unter günstigen Verhältnissen endlich zu Fruchtträgern auswachsen.

Bezüglich der Frage der Sexualität bei den Pilzen sind die Mycologen nicht übereinstimmender Ansicht. Kein Zweifel besteht bei den sexuellen Formen des Sporangiums unter den Phycomyceten, die mit denjenigen

der Algen fast genau übereinstimmen. Nach Brefeld ist die Sexualität der Pilze nur noch bei diesen nächsten Verwandten der Algen vorhanden und hat sich in allen von hier ausgegangenen weiteren Entwickelungsreihen der Pilze verloren. Eine andere, besonders durch de Bary vertretene Schule glaubte, auch die vollkommneren Fruchtkörper der höheren Pilze, sowohl der Ascomyceten, wie der Basidiomyceten, als das Product eines Sexualactes auffassen zu dürfen, zumal da vielfach bei der Entwickelung dieser Körper Gebilde zu beobachten sind, welche die Deutung als differente Geschlechtsorgane zu fordern scheinen; namentlich aber finden sich unter den Ascomyceten in weiter Verbreitung besondere Organe, welche neben den ascustragenden Fruchtkörpern und in der Entwickelung diesen vorangehend auftreten, die sogenannten S p e r m o g o n i e n, von welchen kleine Zellchen, die S p e r m a t i e n, in Menge erzeugt werden (Fig. 347 *C*, *D*, S. 142), die den gleichnamigen männlichen Geschlechtszellen der Rhodophyceen nicht nur in ihrer Form, sondern auch in ihrer Function entsprechen, insofern sie wiederum so wie bei jenen Algen mit einem trichogynartigen Organ copuliren, welches die Befruchtung auf die Anlage der jungen ascuserzeugenden Frucht überträgt. Gewiss ist freilich, dass bei vielen Pilzen eine derartige Befruchtung durch Spermatien vermisst wird, und für Brefeld sind die letzteren, wo sie bei Pilzen auftreten, Organe, die ihren Geschlechtscharakter verloren haben. de Bary, welcher die wirklich oder vermeintlich sexuell erzeugten Sporen oder Fruchtkörper als den Höhepunkt der Entwickelung jedes Pilzes ansah, fasste die ungeschlechtlichen Sporenformen, die daneben vorkommen, mit dem einen Namen G o n i d i e n zusammen; es wurden also damit sehr verschiedenartige Gebilde bezeichnet, wie Schwärmsporen, bewegungslose Endosporen in Sporangien, die verschiedenen Formen von Conidien, immer nur insofern als sie dem geschlechtlichen Producte desselben Pilzes entgegengesetzt sind.

Eine schon bei den Algen verbreitete Erscheinung tritt in noch weit höherem Grade bei den Pilzen hervor, die P l e o m o r p h i e der Fruchtorgane: ein und derselbe Pilz bringt nach einander verschiedene Arten von Sporen hervor. Bei vielen Phycomyceten können neben einer oder mehreren Formen von ungeschlechtlichen Sporen Oogonien, beziehentlich Zygosporen auftreten. Besonders aber kommen bei den Ascomyceten außer den ascusbildenden Früchten noch verschiedene Conidienformen zur Entwickelung; auch Basidiomyceten haben manchmal außer den Basidien noch Chlamydosporen oder Conidien. Vielfach ist diese Pleomorphie den Lebensverhältnissen und Entwickelungsperioden der Pilze angepasst: so hat oft die eine Sporenform den Charakter von Dauer- oder Wintersporen, welche zur Ueberwinterung bestimmt sind, während eine andere Sporenart, nämlich Schwärmsporen und Conidien die unmittelbare Vermehrung des Pilzes in derselben Vegetationsperiode besorgen. Sogar zu einem wirklichen G e n e r a t i o n s w e c h s e l ist bei manchen Pilzen, besonders bei den Uredineen, die Pleomorphie der Früchte gesteigert, indem behufs Erzeugung der nächstfolgenden Sporenform erst ein neues Mycelium gebildet wird, welches aus der ersten

Sporenform aufgekeimt ist. Wie wenig indessen diese Verhältnisse auf einer inneren Nothwendigkeit der Entwickelung an und für sich beruhen, sondern wie sie vielmehr nur als jeweilige Anpassungen an die specifischen Lebensverhältnisse zu betrachten sind, geht schon daraus hervor, dass sehr oft von ganz nahe verwandten Pilzformen die einen Pleomorphie oder Generationswechsel zeigen, während die anderen nur eine einzige Sporenart besitzen, die dann bei der Lebensweise des betreffenden Pilzes sich als völlig genügend für die Erhaltung und Vermehrung desselben erweist.

Eine eigenthümliche Symbiose mit chlorophyllhaltigen und daher Kohlensäure assimilirenden Organismen, die jedoch mit dem Schmarotzerleben der parasitischen Pilze nicht übereinstimmt, zeigen diejenigen Pilze, welche mit bestimmten von ihnen umsponnenen Algen zusammen die F l e c h t e n (Lichenes) bilden. Die letzteren stellte man früher als eine besondere Klasse von Thallophyten hin und unterschied sie von den Pilzen, mit denen sie in dem Besitze von Hyphen und pilzartigen Fructificationsorganen übereinstimmen, durch das Vorhandensein chlorophyllhaltiger Zellen, die man als F l e c h t e n g o n i d i e n bezeichnete. Nach der SCHWENDENER'schen Theorie, die im Laufe der Zeit immer neue Bestätigung gefunden hat, sind die Flechten echte Pilze, die Flechtengonidien aber Algen, welche normal für sich allein an feuchten Orten wachsen und von den Hyphen der flechtenbildenden Pilze befallen werden. Durch die Symbiose, die zwischen beiden sich herstellt, wird eine Arbeitstheilung in der Erwerbung der Nahrung erzielt, worüber I., S 259 Näheres gesagt worden ist. Was die Flechten zu selbständigen Wesen zu stempeln scheint, sind die durchaus eigenthümlichen Formen ihres Vegetationskörpers, des Flechtenthallus. Wir haben aber dieses Verhältniss unter die allgemeinere Erscheinung zu bringen, wonach bei Symbiose zweier verschiedener Wesen neue äußere Gestaltungsverhältnisse hervorzutreten pflegen. In dem Flechtenthallus ist entweder die Alge das Formenbedingende oder es thun dies die Hyphen des Pilzes, und die Gonidien sind dann dem Hyphenkörper nur eingestreut; im letzteren Falle ist der Flechtenthallus eigentlich Pilzmycelium, welches unter eigenthümlichen Formen sich entwickelt, an welche aber auch schon unter den reinen Pilzen manche Anklänge zu finden sind. Für die Systematik bedeutet indessen die Erkenntniss der Pilznatur der Flechten keine Vereinfachung, denn die flechtenbildenden Pilze sind in der Natur außer in Symbiose mit ihren specifischen Algen nicht bekannt, sie sind dieser Symbiose so angepasst, dass letztere zu ihren nothwendigen Lebensbedingungen gehört. Die Lichenologie bleibt also nach wie vor bestehen, nur hat sie es nicht mit einer besonderen Klasse von Thallophyten, sondern mit gewissen Abtheilungen der Pilze zu thun. Wir werden die Flechten daher auch nur im Anschluss an diejenigen Abtheilungen der Pilze aufführen, zu denen sie ihren Fructificationen nach zu stellen sind. Die Mehrzahl der f l e c h t e n b i l d e n d e n P i l z e gehört den Ascomyceten, und zwar sowohl den Discomyceten als den Pyrenomyceten an, nur wenige kommen unter den Basidiomyceten vor.

Allgemeine Werke über Pilze: CORDA, Icones fungorum. Prag 1837 bis 1854. — TULASNE, Selecta fungorum Carpologia. Paris 1861—65. — DE BARY, Morphologie und Biologie der Pilze etc. 2. Aufl. Leipzig 1884. — COOKE, Handbook of British Fungi. London 1871. — FRANK, in LEUNIS Synopsis. III. Hannover 1886. — BREFELD, Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig seit 1872. — WINTER, Die Pilze in RABENHORST Kryptogamenflora Deutschlands. Leipzig seit 1884. — ZOPF, Die Pilze in SCHENK's Handbuch der Botanik. Breslau 1888—1890.

§ 125. 1. Klasse. **Phycomycetes.** Vegetationskörper einzellig, oft schlauchförmig und verzweigt, dann ein einzelliges Mycelium bildend; erst die Fortpflanzungszellen grenzen sich durch eine Querwand ab. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Oosporen, welche in Oosporangien gebildet werden, oder durch Zygosporen, welche durch Copulation gleichartiger Myceläste entstehen. Ungeschlechtliche Vermehrung bald durch Schwärmsporen, bald durch ruhende Endosporen, bald durch Conidien, bald durch Chlamydosporen. Durch die auffallende Aehnlichkeit der Sporenbildung und oft sogar des vegetativen Körpers mit den Algen erweisen sich diese Pilze als die nächsten Abkömmlinge jener Thallophyten: man könnte sie nicht mit Unrecht chlorophyllose Algen nennen und daher schreibt sich auch ihr Name Algenpilze (Phycomyceten).

§ 126. 1. Unterklasse. **Archimycetes, Chytridiaceae.** Mycelium schwach entwickelt oder fehlend, die Zelle ist hauptsächlich Sporangium, welches ungeschlechtlich Zoosporen, die mit einer Cilie versehen sind, erzeugt; bei manchen werden einzelne Sporangien zu dickhäutigen Dauersporangien, die nach Ueberwinterung Schwärmsporen entwickeln. Geschlechtliche Fortpflanzung meist fehlend. Wasserbewohnende Saprophyten oder Parasiten.

1. Familie. Myxochytridinae. Mycelbildung fehlt gänzlich. Aus den in die Nährzellen eingedrungenen Schwärmsporen entsteht ein nackter, plasmodienähnlicher Körper, der sich erst kurz vor der Fructification mit einer Membran umgiebt. Bei Olpidium und deren Verwandten, die in Protozoen, Algen, Saprolegnienzellen, auch in Zellen von Phanerogamen vorkommen, wird daraus ein einziges Sporangium, welches meist einen Entleerungshals nach außen treibt, für den Austritt der Zoosporen Fig. 315; gewisse Individuen werden zu Dauersporangien mit dicker, glatter oder stacheliger Membran, die bei der Keimung Zoosporen erzeugen. Bei Synchytrium Fig. 316, S. 109, welches in Epider-

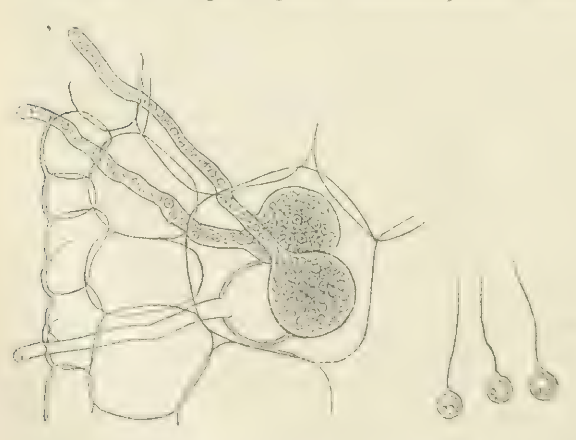


Fig. 315. Olpidium Brassicae in einem Kohlkeimpflänzchen; Sporangien mit langen Entleerungshälsen; rechts die Schwärmsporen. 500fach vergrößert. Nach WORONIN.

miszellen von Phanerogamen lebt, ist die nackte Protoplasmamasse von weißer, gelber oder orangerother Farbe und umgiebt sich später mit einer farblosen Membran; sie bildet dann entweder einen Sporangiensorus, d. h. sie zerfällt in eine Anzahl Zellen, deren jede zu einem Sporangium wird, oder sie verwandelt sich unmittelbar in ein Dauersporangium mit dickem gefärbtem Episporium und ölreichem Inhalte und keimt nach Ueberwinterung mit Zoosporen. Nach Dangeard haben die Zoosporen je einen Zellkern, der sich bei der Entwickelung des Sorus in so viel Kerne theilt, als später Zoosporen gebildet werden. Die Aehnlichkeit der Myxochytridinen mit den thierischen Monadinen ist unverkennbar, immerhin unterscheiden sich die letzteren wesentlich durch die Aufnahme fester Nahrung, welche durch die amöboiden Bewegungen ihres plasmodialen Zustandes vermittelt wird.

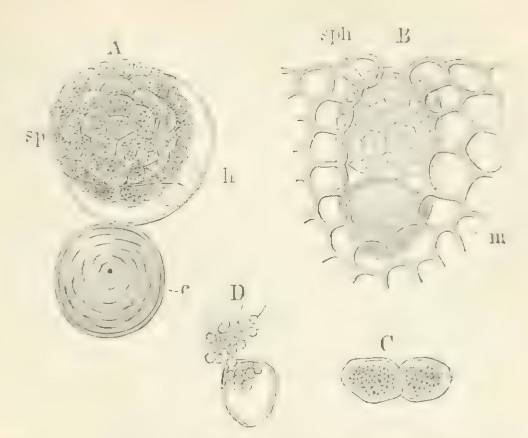


Fig. 316. *A* Synchytrium Mercurialis, eine keimende Dauerspore; aus dem Episporium *c* ist das Endosporium *h* herausgetreten, seinen Inhalt als einen Sorus *sp* entleerend. *B—D* Synchytrium Succisae. In einer stark gewachsenen Epidermiszelle der Nährpflanze befindet sich die ursprüngliche Membran *m* des Parasiten und der daraus ausgetretene Inhalt, der sich zu dem Sorus *sph* umgebildet hat. *C* einige Zellen des Sorus in weiter ausgebildetem Zustande. *D* noch späterer Zustand, wo die Zelle Schwärmsporen erzeugt hat und diese entleert. Ungefähr 50mal vergrößert. Nach de Bary und Woronin.

2. Familie. Mycochytridinae. Vegetationskörper von Anfang an mit Membran umgeben. Das kugelige oder ovale Sporangium ist an der Basis in einen mehr oder weniger entwickelten wurzelartigen Fortsatz (Rhizoid) verlängert, der bei Chytridium und Verwandten innerhalb der Nährzelle (Algenzellen, Saprolegniaceenzellen, Pollenzellen etc.), steckt, auf welchen das Zoosporangium sitzt (Fig. 317). Bei dem im Gewebe phanerogamer Sumpfpflanzen wachsenden Cladochytrium bildet der Vegetationskörper mycelartige verzweigte Fäden, welche intercalar und endständig zu Sporangien anschwellen. Die Zoosporen werden häufig durch einen mehr oder weniger entwickelten Entleerungshals aus dem Sporangium entlassen (Fig. 317). Eine Sexualität ist bei dem auf Euglenen schmarotzenden Polyphagus Euglenae von Nowakowski beobachtet worden in der Copulation zweier Individuen: das meist größere weibliche entleert seinen gesammten Inhalt als nackte Protoplasmakugel, an welche sich einer der Mycelstrahlen des männlichen Individuums anlegt, seinen Inhalt

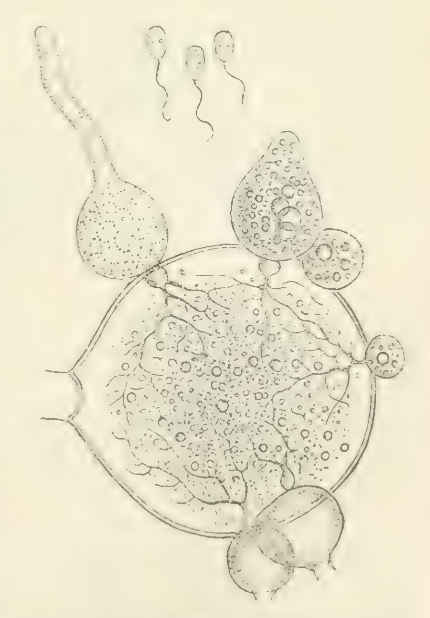


Fig. 317. Rhizidiomyces apophysatus. Auf einem Oogon von Achlya wachsende Sporangien, links oben ein reifes mit Entleerungshals, rechts [illegible] zwei entleerte, alle mit Rhizoiden innerhalb des Oogoniums; oben einige Schwärmsporen. 540fach vergrößert. Nach Zopf.

in das nackte Ei ergießend, welches dann in eine dickwandige Dauerspore sich verwandelt, die bei der Keimung zu einem Sporangium mit Schwärmsporen wird.

Literatur. A. Braun, Ueber Chytridium, Abhandl. der Berliner Akad. 1855. und Abhandl. der Berliner Akad. 1856. — Schenk, Verhandl. d. phys.-medic. Gesellsch. Würzburg 1857. — Ueber das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche. Würzburg 1858. — Cornu, Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XV. — de Bary und Woronin, Kenntniss der Chytridien. Berichte d. naturf. Gesellsch. Freiburg 1863. — Woronin, Synchytrium Mercurialis. Botanische Zeitg. 1868. Nr. 6—7. — Nowakowski, Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen, Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pfl. II. pag. 73 u. 201. — Schröter, Synchytrium. Daselbst. I. — Fischer, Parasiten der Saprolegnieen. Pringsheim's Jahrb. XIV. 1882. — Zopf, Kenntniss der Phycomyceten. Nova acta Acad. Leop. Carol. Bd. 47. 1884. — Fisch, Kenntniss der Chytridiaceen. Erlangen 1884. — Gobi, Ueber die Gruppe der Amöboideae. Arb. d. Petersburger naturf. Ges. XV. 1884. — Büsgen, Kenntniss der Cladochytrieen. Cohn's Beitr. z. Biologie. IV. Heft 3. 1887. — Rosen, Kenntniss der Chytridiaceen. Daselbst. IV. Heft 3. 1887. — Dangeard, Ann. des sc. nat. 7. sér. IV. 1886., Journal de bot. II. 1888. und Le botaniste 1. Sér. II. 1888 u. 2. Sér. II. 1890.

§ 127. 2. Unterklasse. Oomycetes. Vegetationskörper als ein schlauchartiges, reich verzweigtes Mycelium entwickelt. Ungeschlechtliche Vermehrung durch Schwärmsporen mit meist zwei Cilien, welche in besonderen, vom Mycelium sich abgrenzenden Sporangien erzeugt werden, oder durch Conidien. Geschlechtliche Fortpflanzung vermittelst differenter Sexualorgane: Oogonien mit Oosporen, welche von Antheridien befruchtet werden. Die Mycelien sowie die Geschlechtszellen sind durch den Besitz zahlreicher Zellkerne ausgezeichnet. Wasserbewohnende Saprophyten oder Parasiten.

1. Familie. Ancylistaceae. Mycelium parasitisch innerhalb der Zellen von Algen und in Nematoden, schlauchartig, bei der Fortpflanzung gänzlich durch Querwände in Zellen sich theilend, welche alle zu Fortpflanzungsorganen werden, und zwar theils zu Zoosporangien, welche meist durch Entleerungshälse die Zoosporen entlassen, theils zu Sexualorganen: bauchige Oogonien und cylindrische Antheridien, welche einen Befruchtungsschlauch zum nächsten Oogonium treiben, in das der gesammte Inhalt des Antheridiums übertritt. Umfasst die Gattungen Ancylistes, Lagenidium, Myzocytium.

2. Familie. Saprolegniaceae. Mycelium im Wasser auf todten organischen Substanzen (ertrunkenen Fliegen und anderen Insecten, todten Fischen, Krebsen, Holz etc.), in denen es mit einer Anzahl von Zweigen als Wurzelhaare oder Rhizoiden sich verbreitet, während der Haupttheil des Myceliums im Wasser nach allen Seiten ausstrahlende dicke und oft sehr lange cylindrische Schläuche bildet, welche mehr oder weniger reich verzweigt sind. Die Membran der Schläuche besteht aus reiner Cellulose, nur bei Monoblepharis soll Pilzcellulose vorkommen. Das Protoplasma enthält eine große Zahl sehr kleiner Kerne. Zu Zoosporangien werden die Enden der Zweige, indem dieselben durch eine Querwand sich abgrenzen; bisweilen entstehen durch mehrere Querwände mehrere in einer Reihe hinter einander liegende Sporangien. Nach Entleerung der Sporangien können neue entstehen, indem der Schlauch das Sporangium durchwächst oder unterhalb desselben Seitenzweige treibt, worauf die neugewachsenen Stücke wieder zu Sporangien werden. Die Schwärmsporen entstehen durch gleichzeitige Theilung des Sporangiuminhaltes in sehr zahlreiche Portionen, deren jede einen kleinen Zellkern enthält. Meistens öffnet sich das Sporangium an der Spitze und die Zoosporen werden ausgestoßen, um sofort im Wasser schwärmend sich zu zerstreuen, oder sie bilden vor der Oeffnung zunächst einen ruhenden Haufen, weil sich jede Spore mit einer feinen Haut umgiebt, die sie

jedoch nach kurzer Zeit verlässt, um als Zoospore auszuschwärmen (Fig. 318). Bei Saprolegnia sind die Zoosporen nach de Bary zweimal schwärmend (diplanetisch); sie treten mit zwei terminalen Cilien schwärmend aus dem Zoosporangium aus, kommen dann zur Ruhe, umgeben sich mit Cellulosehaut und schwärmen später in veränderter Form und mit seitlichen Cilien aus denselben wieder aus. Bei Dictyuchus aber grenzen sich die Sporen schon innerhalb des Sporangiums durch feine Häute von einander ab, das ganze Sporangium mit einem parenchymatischen Zellnetz

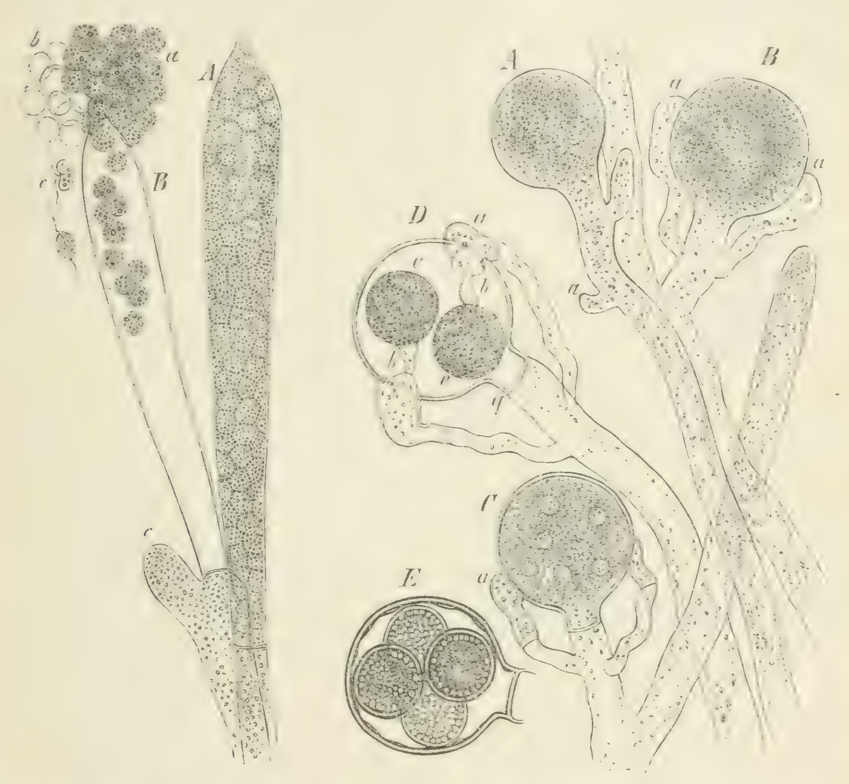


Fig. 318. Zwei Sporangien von Achlya; A noch geschlossen, bei B Austritt der Schwärmsporen; a noch ruhende, c schwärmende Sporen, die ihre Häute bei z zurückgelassen haben. Nach Sachs.

Fig. 319. Oogonien und Antheridien von Achlya lignicola, Entwickelungsfolge nach den Buchstaben $A-F$. — a Antheridium, b dessen Befruchtungsschlauch, der nach den Eizellen oder Oosphären e getrieben wird; q die Querwand, durch die sich das Oogonium vom Schlauche abgrenzt. In A und B sind die Geschlechtsorgane noch nicht fertig entwickelt, in C ist der Oogonieninhalt noch nicht in die Eizellen zerfallen; die hellen Stellen bedeuten die Tüpfel der Oogonienwand; in D Befruchtung, in E das Oogonium mit den fertigen Oosporen. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

erfüllend, um dann sich zu häuten und durch zahlreiche Löcher der Sporangienwand schwärmend zu entweichen. Ein regelmäßiger Generationswechsel besteht nicht; meist treten auf denselben Pflanzen, welche die Zoosporen erzeugten, gegen Ende der Vegetationsperiode Oogonien und Antheridien auf (Fig. 319). Der Befruchtungsvorgang ist hauptsächlich durch Pringsheim und de Bary ermittelt worden. Die Oogonien entstehen meist terminal durch kugelige Anschwellung von Zweigenden einzeln, seltner in einer Reihe hintereinander. Der ganze Protoplasmainhalt des Oogoniums wird hier zur Bildung der Eier verbraucht, Ausscheidung von Periplasma

findet nicht statt. Je nach Gattungen bildet sich in einem Oogonium nur ein Ei oder deren eine größere Anzahl; sie liegen als kugelige Ballen von Protoplasma in der Mitte des Oogoniums. Die Antheridien entspringen entweder direct von den Stielen der Oogonien auf dünneren Seitenästchen oder auch von anderen Mycelschläuchen; die durch eine Querwand abgegrenzte Endzelle eines solchen Aestchens ist das Antheridium; es hat meist schief keulige Form und ist mit der concaven Seite dem Oogonium angeschmiegt (Fig. 319). Die Wand des Oogoniums ist dicker als die der Schläuche und bleibt immer geschlossen; die Stellen, die man früher als Löcher der Membran deutete, sind Tüpfel, die bei manchen Arten schon ausgebildet, aber für die Befruchtung bedeutungslos sind. Die letztere erfolgt bei den meisten Saprolegniaceen insofern auffallend abweichend von den sonst ganz übereinstimmenden entsprechenden Algenformen (den Siphoneen), als keine beweglichen Elemente aus dem Antheridiuminhalt gebildet werden, dieser vielmehr durch Befruchtungsschläuche dem Ei unmittelbar zugeführt wird, was also mit der Befruchtung der Phanerogamen, die mittelst der Pollenschläuche erfolgt, zu vergleichen ist. Von einem Antheridium werden ein oder mehrere Schläuche getrieben, welche durch die Wand des Oogoniums hindurch in dieses eindringen, wobei sie nicht die Tüpfel benutzen müssen, sondern auch durch die verdickten Stellen der Wand hindurchwachsen können. Die Befruchtungsschläuche wachsen nun auf die Eier zu und gleiten auf und zwischen denselben hin, ihr aufsitzendes Ende aber zeigt sich nach DE BARY stets geschlossen und ein sichtbarer Austritt des Antheridieninhaltes in das Ei findet nicht statt, während dagegen PRINGSHEIM bei Achlya racemosa in den Antheridien kleine Spermamöben beobachtete, welche durch die geöffneten Befruchtungsschläuche in die Eier übertreten. Dagegen bilden sich bei Monoblepharis in den Antheridien wirkliche Spermatozoiden von der Structur der Schwärmsporen, und die Oogonien öffnen sich vor der Befruchtung mit einem Loch, um den Spermatozoiden den Zutritt zu ermöglichen. Somit besteht nur bei einigen Saprolegniaceen noch volle Sexualität; bei den meisten ist dieselbe verloren gegangen und es ist eine Rückbildung zur A p o g a m i e eingetreten, welche zunächst dadurch zum Ausdrucke kommt, dass die Befruchtungsschläuche geschlossen bleiben und kein Substanzübertritt mehr erfolgt; bei anderen Saprolegniaceen endlich (Saprolegnia Thureti, torulosa, monilifera, Achlya stellata) ist die Apogamie vollständig geworden, indem Antheridien gar nicht mehr oder nur ausnahmsweise gebildet werden und die Eier ohne Befruchtung reifen, also parthenogenetisch, wie bei Chara crinita (I., S. 658). Nach DANGEARD enthalten nicht nur die Mycelschläuche, sondern auch die Oogonien sowie die Antheridien eine Mehrzahl von Zellkernen, die jedoch bei der Befruchtung undeutlich werden, so dass ihr Verhalten hierbei unbekannt bleibt; dagegen werden in der reifen Oospore wieder zahlreiche Kerne nachweisbar. Die reifen O o s p o r e n besitzen eine verhältnissmässig dicke, aus Endosporium und Exosporium bestehende Membran und enthalten im Protoplasma einen großen Oeltropfen; sie haben die Bedeutung von Dauersporen, die erst nach einer Ruheperiode keimen. Bei der Keimung werden Schwärmsporen gebildet, entweder direct aus dem Inhalte der Oospore oder nachdem letztere einen Keimschlauch und dieser an seiner Spitze ein Zoosporangium gebildet hat.

Literatur. PRINGSHEIM, Entwickelungsgeschichte der Achlya prolifera. Nov. Act. Acad. Leop. Carol. 1851. — Jahrb. f. wissensch. Botanik. II. pag. 205, IX. pag. 191 und XIV. — SCHENK, Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 1857. pag. 12. — DE BARY, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wissensch. Botanik. II. — Abhandl. d. Senkenberg. nat. Ges. XIII. Frankfurt 1881. pag. 250. — HILDEBRAND, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. VI. — LEITGEB, Ebenda. VII. — LINDSTEDT, Synopsis der Saprolegniaceen. Berlin 1872. — CORNU, Monographie des Saprolegniées. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XV. — WALZ, Botanische Zeitg. 1870. — LOHDE, Botanische Zeitg. 1875. — PFITZER, Ueber Ancylistes. Monatsber. d. Berliner Akad. Mai 1872. — BÜSGEN, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII. 1882. — ZOPF, Kenntniss der Phycomyceten (Ancylisteen und Chytridiaceen). Nova act. Acad. Leop. Carol. 1884 und 1887. — Verhandl. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1878. — HARTOG, Quart. Journ. micr. sc. 1887 u. Ann. of Botany. London 1888 — 89. — ROTHERT, COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. V.

pag. 291. — De Bary, Botan. Zeitg. 1883. Nr. 3. und 1888 Nr. 38. — Dangeard, Le Botaniste. II. sér. 1890.

3. Familie. Peronosporaceae. Mycelium meist parasitisch in phanerogamen Landpflanzen, seltner (bei einigen Arten von Pythium) auf todten organischen Substanzen, schlauchförmig und vielästig, meist in den Intercellulargängen der Nährpflanze wachsend, bisweilen aber Haustorien in Form von seitlichen, blasen- oder fadenförmigen Ausstülpungen in das Innere der benachbarten Nährzellen treibend (Fig. 320 A), oft den größten Theil der Nährpflanze durchwuchernd, wie z. B. Phytophthora infestans in den oberirdischen Organen sowie in den Knollen der Kartoffelpflanze und dadurch die Kartoffelkrankheit verursachend; ebenso viele Arten von Peronospora, Cystopus etc. auf anderen Pflanzen. Die Membran besteht aus reiner Cellulose, der Inhalt aus farblosem Protoplasma, in welchem nach Dangeard zahlreiche kleine Zellkerne vorhanden sein sollen.

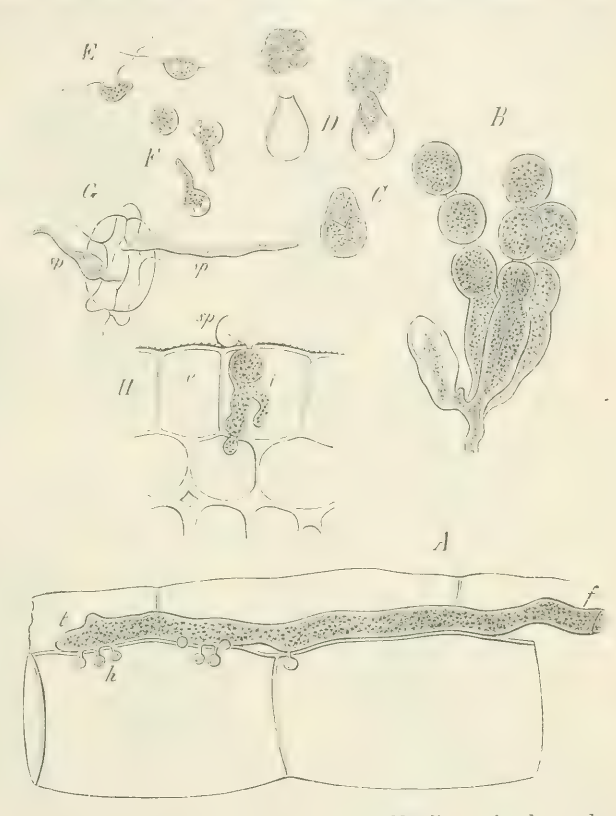


Fig. 320. *A—G* Cystopus candidus. *A* ein Myceliumzweig, der an der Spitze *t* fortwächst und mit Haustorien *h* in die Markzellen von Lepidium sativum eindringt. *B* conidientragender Zweig des Myceliums. *C* bis *E* Bildung von Schwärmsporen aus Conidien. *F* Keimung der zur Ruhe gekommenen Schwärmer. *G* solche auf einer Spaltöffnung mit Keimschläuchen *sp* keimend. *H* durch die Epidermiszellen *c* eines Kartoffelstengels sich einbohrende Keimschläuche *i* der Spore *sp* von Phytophthora infestans. 400fach vergrößert. Nach de Bary.

Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Conidien, die meist auf besonders gestalteten, aus dem Substrat hervorbrechenden Conidienträgern gebildet werden (Fig. 320 und Fig. 321, S. 114). Diese Conidien sind als rückgebildete Zoosporangien zu betrachten, was nach de Bary besonders durch die Gattung Pythium veranschaulicht wird; einige Arten (z. B. P. gracile auf Algenzellen) bilden aus fadenförmigen Theilen des Mycels echte Zoosporangien, welche Schwärmsporen entleeren; bei anderen Arten (P. proliferum, ferax etc. auf todten Insecten im Wasser) nehmen die Sporangien die kugelige oder ellipsoidische Gestalt von Conidien an, aber sie bilden noch Schwärmer. Bei dem auf lebenden und todten Keimpflanzen wachsenden Pythium de Baryanum entscheiden äußere Verhältnisse darüber, ob die Sporangienanlage Schwärmer bildet oder ob sie als geschlossene Conidie abfällt; das erstere geschieht nämlich bei Wasserzufuhr und erweist sich somit als die noch an die Lebensweise im Wasser angepasste Fructificationsform. Endlich giebt es Arten, wie P. vexans

in faulen Kartoffelknollen, wo die Sporangienanlagen immer als Conidien abfallen, aber noch mit Zoosporen keimen. Bei den auf phanerogamen Landpflanzen schmarotzenden Gattungen Cystopus, Phytophthora, Peronospora etc. ist das Sporangium der terrestrischen Lebensweise angepasst, überall zur abfallenden Conidie rückgebildet und wird hier auf scharf abgesonderten Conidienträgern in Mehrzahl abgeschnürt. Bei Cystopus (Fig. 320) entstehen unter der Epidermis der Nährpflanze an dem schmarotzenden Mycelium dicht nebeneinander sehr zahlreiche, kurze, keulenförmige Zweige, deren jeder an seinem Ende nach und nach eine Reihe von runden Conidien erzeugt, bis endlich durch Anhäufung derselben die Epidermis platzt und die Sporen als weißer Staub hervortreten. Bei Phytophthora, Peronospora etc. (Fig. 321) treten einzelne lange dünne Myceliumzweige durch die Spaltöffnungen oder direct durch die Epidermis der Nährpflanze in die freie Luft, verzweigen sich baumförmig und bilden am Ende jedes Zweiges eine länglichrunde Conidie; bei Phytophthora wiederholt sich an jedem Zweige die Conidienbildung, indem derselbe sympodial weiterwächst, bei den übrigen findet an jedem Aste nur einmalige Conidienabschnürung statt. Die Conidien haben meist am Scheitel eine papillenförmige Keimstelle; ihre Keimung erfolgt schnell, wenn sie in einen Tropfen Wasser (Thau, Regen) gelangen. Auch in den Formen der Keimung lasst sich die Rückbildung des Sporangiums zur Conidie verfolgen: bei Phytophthora, Cystopus und manchen Peronospora-Arten zerfällt der Inhalt bereits in der Conidie in eine Anzahl von Zoosporen, welche entlassen werden (Fig. 320 *C D*); bei den Peronospora-Arten der Section Plasmatopara tritt der Inhalt der Conidie ungetheilt am Scheitel hervor, rundet sich ab und treibt nun einen Keimschlauch. Bei einer dritten und vierten Section treibt die Conidie selbst sofort einen Keimschlauch, der entweder aus der Scheitelpapille (P. gangliformis) oder an beliebiger Stelle austritt (P. parasitica, calotheca etc.). Nach beendigtem Schwärmen legen sich die Zoosporen auf der Cuticula der Nährpflanze fest, umgeben sich mit einer Haut und treiben dann einen feinen Keimschlauch entweder direct in eine Epidermiszelle (Fig. 320 *H*) oder durch eine Spaltöffnung hindurch (Fig. 320 *G*), der eingedrungene Keimschlauch nimmt das ganze Protoplasma der Spore auf und wächst in die Intercellularräume hinein, wo er sich zum neuen Mycelium entwickelt.

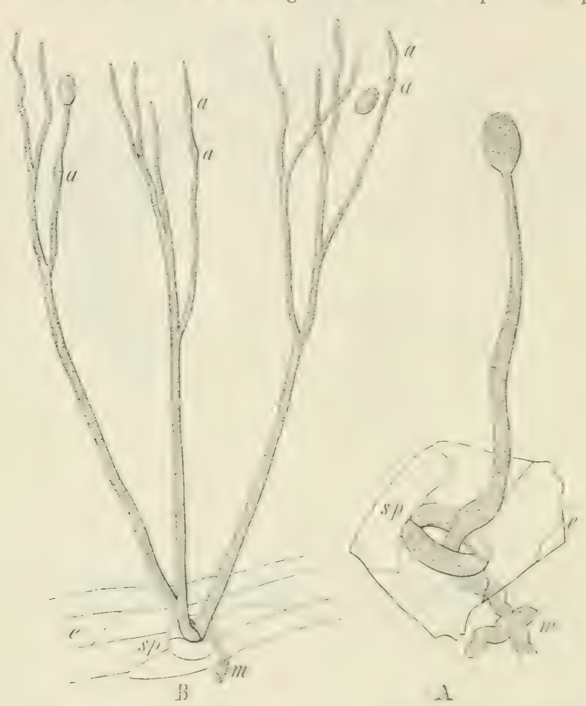


Fig. 321. Conidienträger von Phytophthora infestans auf Kartoffelblättern, aus einer Spaltöffnung *sp* eines Epidermisstückchens *e* hervorgewachsen; *m* das angrenzende Stück des endophyten Mycelschlauches. *A* junger noch unverzweigter Conidienträger, der die erste Spore abschnürt; *B* ein älterer, der bei *a* die angeschwollenen Stellen zeigt, an denen bereits Sporen abgeschnürt worden sind. *A* 200fach, *B* 120fach vergrößert.

Die Sexualorgane bilden sich im Innern der Nährpflanze, bei saprophytisch lebenden Pythiumarten auch außerhalb des Substrates. Die Befruchtungsvorgänge sind nach DE BARY folgende. Die kugeligen Oogonien entstehen einzeln, meist am Ende kurzer Mycelzweige (Fig. 322), von denen sie durch eine Querwand sich abgrenzen; sie enthalten immer nur ein Ei, zu dessen Bildung aber nicht wie bei den Saprolegniaceen der ganze Inhalt aufgebraucht wird; es bleibt zwischen der zu einer Kugel (Oosphäre) zusammengezogenen dunklen Körnermasse des Eiprotoplasmas und der Oogoniumwand ein blasser, ungleichmäßig feinkörniger Rest, das sog. Periplasma übrig (Fig. 322 *B* und 323), welches später zur Ausbildung der Oosporenhaut ver-

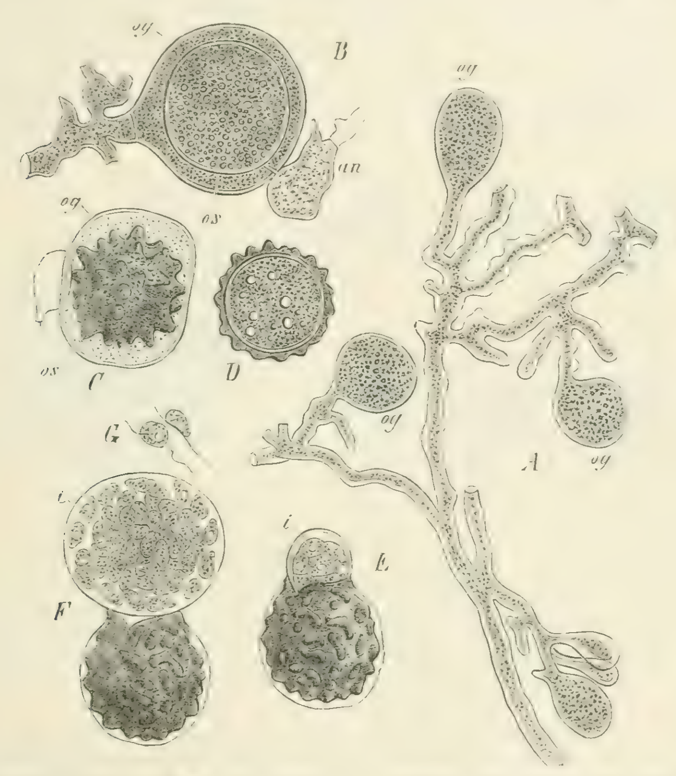


Fig. 322. Cystopus candidus; *A* Mycelium mit jungen Oogonien *og*; *B* Oogonium *og* mit der Eizelle ode Oosphäre *os* und dem Antheridium *an*. *C* reifes Oogonium mit der Oospore *os*, *D* letztere im optischen Durchschnitt. *E*, *F*, *G* auf einander folgende Stadien der Schwärmsporenbildung aus der keimenden Oospore, *i* Endosporium. 405fach vergrößert. Nach DE BARY.

wendet wird; nur Pythium hat wenig oder kein Periplasma. Die Antheridien (Fig. 322 und 323) sind gekrümmt keulenförmige Zellen am Ende kurzer Nebenäste; sie legen sich dem Oogonium an und treiben durch die Wand desselben einen bis an das Ei vordringenden Befruchtungsschlauch, der sich an der Spitze öffnet und einen Theil seines Inhaltes an das Ei abgiebt. Bei Pythium bleibt nämlich eine dünne peripherische Protoplasmaschicht, dem Periplasma entsprechend, zurück, die größere Masse, das sog. Gonoplasma, wandert in Form eines unregelmäßigen dicken Stranges in das Ei über (Fig. 323); vielleicht besteht das Gonoplasma aus der Kernsubstanz des Antheridiums, da anderwärts die Spermatozoiden wesentlich aus der Substanz der Zellkerne gebildet werden. An der Ansatzstelle des Befruchtungsschlauches ist die grobe Körnermasse des Eies zurückgetreten, einen schmalen hyalinen Fleck, den

Empfängnissfleck, freilassend. In denselben treten die Theilchen des Gonoplasmas eines nach dem andern ein, um dann in der dunklen Körnermasse zu verschwinden. Bei Peronospora und Phytophthora, soweit hier Geschlechtsorgane beobachtet sind, ist jedoch eine Sonderung des Antheridieninhaltes in Gonoplasma und Periplasma nicht mehr zu erkennen und jedenfalls können hier nur minimale Mengen des Antheridiuminhaltes in die Eikugel übergehen, was indes nicht direct wahrnehmbar ist. Es scheint also auch hier eine Rückbildung in dem Befruchtungsacte obzuwalten. Bezüglich des Verhaltens der Zellkerne gilt hier nach Dangeard das Gleiche, was bei den Saprolegniaceen gesagt wurde. Nach der Befruchtung umgiebt sich die Eikugel mit einer Cellulosehaut und wird nun zur Oospore (Fig. 322 und 323). Im reifen Zustande enthält die letztere eine centrale, sehr fettreiche Partie, die von körnigem Protoplasma umgeben ist, das an einer Stelle einen kleinen körnerfreien Fleck zeigt; die Haut besteht aus einer dickeren äußeren Lage, dem Episporium, und einer dünneren inneren, dem Endosporium; bei Peronospora und Cystopus erhält die Oospore noch eine weitere, aus dem Periplasma hervorgehende Umhüllung, das

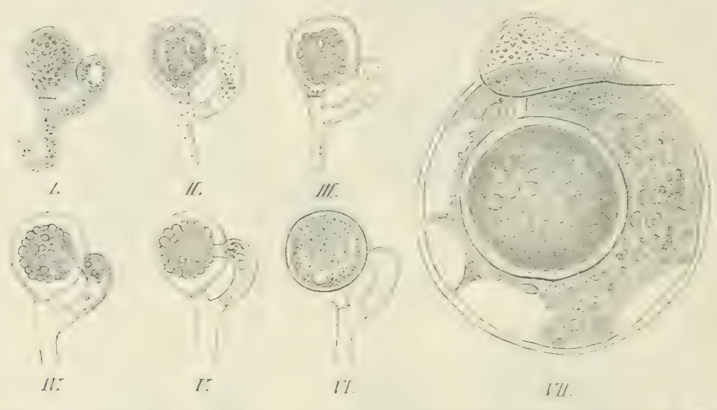


Fig. 323. Befruchtungsvorgänge der Peronosporaceen. *I—IV* Pythium gracile, successive Zustände eines Oogoniums und der Befruchtung durch das Antheridium, rechts vom Oogonium, bis zur Bildung der Oospore. 800fach vergrößert. *VII* Peronospora arborescens, ein Oogonium mit dem anliegenden Antheridium und dessen Befruchtungsschlauche; das bereits befruchtete Ei ist mit derber Membran umgeben; außerhalb desselben das Periplasma, welches sich um die Oospore zusammenzieht, um das Exospor zu bilden. 600fach vergrößert. Nach de Bary.

Exosporium, eine feste gelbbraune Haut mit unregelmäßig grobkörniger Oberfläche. Die Oogoniumhaut umschließt die reife Oospore locker; bei wenigen Arten verwächst sie mit ihr. Die Oosporen werden oft in sehr großer Zahl in den Geweben der Nährpflanze gebildet; durch Verfaulen der letzteren werden sie befreit und sind erst nach Ueberwintern im Frühjahr keimfähig. Bei der Keimung werden direct Schwärmsporen gebildet, indem der Inhalt von dem Endosporium wie eine Blase umhüllt hervortritt und in zahlreiche Zoosporen zerfällt; oder es wird ein Keimschlauch getrieben, der sich verzweigt und mehrere Sporangien bildet oder aber, auf geeignetes Substrat gelangt, direct zu einem Mycelium heranwächst.

Literatur. Pringsheim, Pythium. Jahrb. f. wiss. Bot. I. — de Bary, Recherches sur le développement de quelques Champignons parasites. Ann. des sc. nat. 4. sér. T. XX. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie d. Pilze. II. Frankfurt 1867 und IV. Daselbst 1881. — Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit. Leipzig 1861. — Journal of Botany 1876. pag. 105. — Zur Kenntniss der Peronosporeen. Botan. Zeitg. 1881. — Sadebeck, Pythium Equiseti. Cohn's Beitr. z. Biologie. I. 1875. — Hesse, Pythium de Baryanum. Halle 1874. — Cornu, Étude sur les Peronosporées. Paris 1881 und 1882. — Millardet, Le Mildiou. Paris 1882 und Journ. d'Agricult.

pratique 1881. Nr. 6 und 1882. Nr. 27. — Zalewski, Kenntniss der Gattung Cystopus. Botan. Centralbl. 1883. Nr. 33. — Dangeard, Le Botaniste. II. sér. 1890. pag. 124.

§ 128. 3. Unterklasse. **Zygomycetes.** Mycelium vollkommen entwickelt, reich verzweigt. Geschlechtliche Fortpflanzung nur noch in Form von Copulation, also durch Zygosporen, aber überhaupt selten. Gewöhnlich bloß ungeschlechtliche Vermehrung, und zwar nie durch Schwärmsporen, sondern durch Endosporen in Sporangien oder durch Conidien oder auch durch Chlamydosporen. Terrestrische Pilze, meist Saprophyten, viele der gewöhnlichsten Schimmelpilze.

A. Sporangientragende.

1. Familie. Mucoraceae. Schimmelpilze auf allerlei organischen Substanzen (Brot, Früchten, Mist etc.), worin das aus einem vielfältig verzweigten, bis zur Fruchtbildung einzellig bleibenden Schlauche bestehende Mycelium sich allseitig oft über große Flächen ausbreitet (Fig. 324, S. 118). Bei Mucor stolonifer (Rhizopus nigricans) nehmen einzelne Zweige des Myceliums stolonenartige Form an und bilden an ihren Enden zierliche wurzelartige Verzweigungen, durch die sie sich der Unterlage anheften und aufwärts klettern können. Die Membran aller Theile besteht aus reiner Cellulose, der Inhalt ist meist farbloses Protoplasma mit zahlreichen kleinen Zellkernen.

Die gewöhnliche Fortpflanzungsart ist die ungeschlechtliche, durch besondere Sporangienträger. Ihrer Anlage geht die Theilung des Myceliums durch Querwände voraus; aus den so abgetheilten Stücken wachsen senkrecht in die Luft aufsteigend einzelne dicke Zweige hervor, welche eine Höhe von mehreren Centimetern erreichen können und zuletzt am freien Ende zu einem großen, durch eine Querwand abgegrenzten Sporangium kugelig anschwellen (Fig. 324). Das Protoplasma dieser Kugel zerfällt simultan in zahlreiche, mit einer Haut umkleidete, daher bewegungslose Endosporen. Die Querwand, durch welche das Sporangium abgegrenzt ist, wölbt sich meist hoch empor und ragt als eine kugelige sogenannte Columella von unten in das Innere des Sporangiums (Fig. 324 *A*). Die meist braune oder schwarze Haut des letzteren zerberstet oder zerfließt im Reifezustand, wodurch die Sporen befreit werden; die kugelige Columella bleibt darnach unverändert stehen. Die Sporangienträger sind bei Mucor, Phycomyces etc. einfach oder verzweigt und tragen im letzteren Falle auch auf den Zweigen endständige Sporangien; letztere sind aber hier alle einander gleich. Dagegen finden sich bei Thamnidium zweierlei Sporangien: die gewöhnlichen vielsporigen mit zerfließender Haut und kleinere wenigsporige (sogenannte Sporangiolen) meist ohne Columella und mit nicht zerfließender Haut, welche geschlossen vom Träger abfallen, also die Rückbildung der Sporangien in Conidien andeuten. Eigenthümlich verhält sich Pilobolus, insofern als von dem bauchig angeschwollenen, oben verdünnten Träger das ganze Sporangium als geschlossene Blase plötzlich hoch emporgeschleudert wird, veranlasst durch die bedeutende Spannung, in welcher die Membran des strotzend mit Flüssigkeit gefüllten Sporangiumträgers sich befindet, und in Folge deren endlich der letztere aufreißt, einen Theil seines Saftes ausspritzend und dabei das Sporangium fortschleudernd.

Außerdem bildet das Mycelium häufig Chlamydosporen oder Gemmen, indem sich in seinen Schläuchen durch Querwände kurze Glieder abgrenzen, die sich abrunden und isoliren und unter günstigen Verhältnissen neue Mycelien erzeugen. In ungeeigneten Ernährungsflüssigkeiten vermehren sich die Gemmen und Mycelien, besonders die von Mucor racemosus, durch hefeartige Sprossung, wodurch sogenannte Mucorhefe gebildet wird, die mit den echten Hefepilzen nicht identisch ist.

Unter gewissen Umständen, besonders bei nährstoffreichen Substraten werden an dem Mycelium, nachdem die Sporangienträger verschwunden sind, Zygosporen gebildet. Sie entstehen durch Copulation zweier gleicher keulenförmig anschwellender Zweige des Myceliums, die sich mit ihren Scheiteltheilen berühren und durch Auf-

lösung der Haut an den Berührungsstellen verschmelzen (Fig. 324, *C*, *D*), nachdem sich rechts und links von dieser Copulationsstelle in jedem der Schläuche eine Querwand gebildet hat; in dem so abgegrenzten Copulationsstück sammelt und vereinigt sich das beiderseitige Protoplasma und durch beträchtliches Wachsthum wandelt sich diese Zelle in eine verhältnissmäßig sehr große Zygospore um, deren dicke meist dunkelgefärbte Außenhaut Buckeln oder ähnliche Auswüchse bekommt, und deren dichter Inhalt viel Fett enthält. Die beiden Myceläste, zwischen denen die Zygospore gleichsam aufgehängt ist, werden als Suspensoren bezeichnet. Bei den meisten Mucoraceen erleiden sie keine wesentliche Veränderung; nur bei Phycomyces und Absidia treiben sie Auswüchse, welche über die Zygosporen hinwachsen und sie locker einhüllen, was bereits als Andeutung der erst in der nächsten Familie zum Ausdruck kommenden Fruchtbildung anzusehen ist. Bisweilen entstehen A z y g o s p o r e n, indem die Copulation unterbleibt, weil nur ein Copulationsast sich bildet oder die Verschmelzung mit einem anderen nicht erreicht, so dass die Copulationszelle allein zur Spore wird, die im übrigen einer Zygospore gleichgebildet ist. Die Keimung der Zygosporen erfolgt erst nach längerer Ruhe; dabei wird die Außenhaut gesprengt und die Innenhaut wächst als ein Schlauch hervor, der entweder ein neues Mycelium oder sogleich einen Sporangienträger bildet, dessen Sporen dann neue Mycelien bilden.

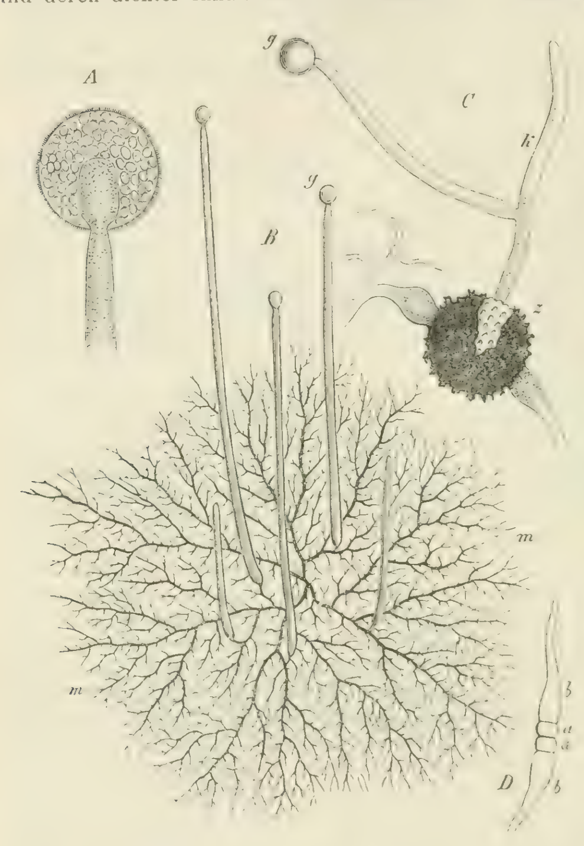


Fig. 324. *B* Mycelium von Phycomyces nitens, 3 Tage alt; *g* die Sporangienträger. Nach SACHS. — *A* ein Sporangienträger von Mucor Mucedo im optischen Längsschnitt. — *C* eine keimende Zygospore von Mucor Mucedo *z*, der Keimschlauch *k* treibt einen seitlichen Sporangienträger *g*. — *D* copulirende Myceliumzweige *b b*, deren noch nicht verschmolzene Enden *a a* bereits durch Querwände abgegrenzt sind und später die Zygospore bilden. *A*, *C*, *D* nach BREFELD.

2. Familie M o r t i e r e l l a c e a e. Von der vorigen Familie außer durch die Sporangienträger, die keine Columella besitzen, vorwiegend durch die Zygosporen unterschieden, welche hier von einem Gehäuse, dem Carposporium vollständig eingeschlossen sind. Die zangenartig zusammenneigenden Suspensoren, welche die Zygosporen zwischen sich tragen, wachsen hyphenartig aus und die so entspringenden Hyphen umschlingen mit anderen Myceläste die junge Zygospore, die nach und nach beträchtliche Dimensionen erreicht. Anfangs wachsen in dem Maße, als die junge Zygospore wächst, auch die sie umwölbenden Hyphen. Die Fruchtbildung wird hier dadurch eine sehr vollkommene, dass die reife Zygospore nur eine einfache Celluloschaut, kein Exosporium besitzt,

dass aber dafür die Hyphen der Hülle sich dichter aneinanderschließen, dunklere Farbe annehmen, ihre Membranen cuticularisiren und so eine wirkliche Kapsel um die Zygospore bilden.

B. Conidientragende.

3. Familie. Chaetocladiaceae. Parasitisch auf Mucor schmarotzende Mycelien. Die Sporangien sind zu Conidien zurückgebildet: die Conidienträger sind quirlig verzweigt, einzelne ihrer Zweige schwellen blasig an und bilden auf ihrer Oberfläche dünne Ausstülpungen (Sterigmen), die auf ihrer Spitze statt eines Sporangiums je eine abfallende Conidie abschnüren, die dann mittelst Keimschläuchen keimen. Die Bildung der Zygosporen stimmt mit der von Mucor überein.

4. Familie. Piptocephalidaceae. Von der vorigen Familie hauptsächlich durch die Conidienträger unterschieden (Fig. 325 *c*), welche an den kopfig angeschwollenen Enden ihrer Aeste die Conidien kettenförmig abschnüren, und durch die zangenförmigen Copulationsäste, auf deren Scheitel die Zygospore gebildet wird (Fig. 325 Z).

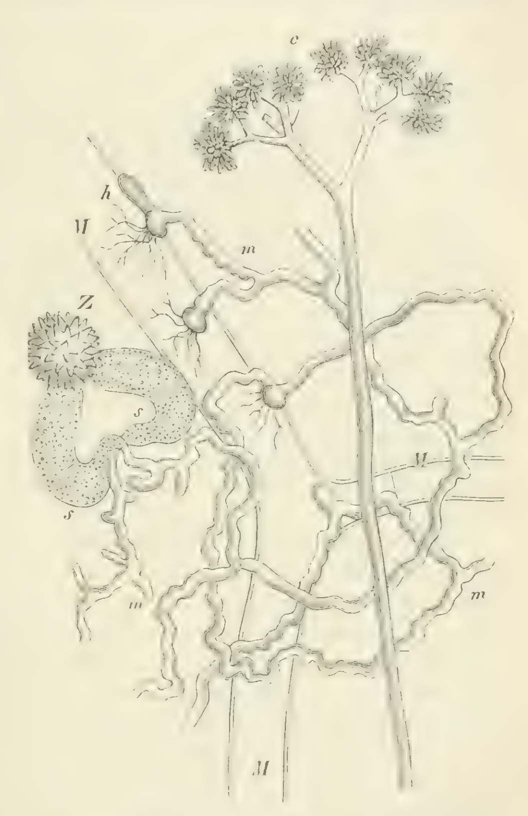


Fig. 325. Piptocephalis Freseniana. *M* ein Stück des Myceliums von Mucor Mucedo, auf welchem das Piptocephalis-Mycelium *mm* sich ernährt; bei *h* die in den Mucor-Faden eingedrungenen Haustorien. — *c* ein Conidienträger. — *s s* die beiden copulirenden Myceliumzweige, welche die Zygospore *z* bilden. Nach BREFELD.

5. Familie. Entomophthoraceae. Von den übrigen Zygomyceten durch ihren Parasitismus in lebenden Insecten abweichend. Durch Empusa muscae werden im Herbst viele Stubenfliegen getödtet, die dann an Fensterscheiben etc. hängen bleiben und mit einem staubigen Hof umgeben sind, der aus den ausgeworfenen Conidien besteht. Entomophthora befällt verschiedene Insecten und verursacht besonders an Raupen Epidemien. Empusa bildet in dem Fettkörper und im Blute der Fliege hefeartig sprossende und sich stark vermehrende Zellen, Entomophthora dagegen ein reich verzweigtes Mycelium, dessen Fäden den Fettkörper der Raupe ganz durchwuchern und aufzehren und zuletzt auch aus der Pilzmumie zahlreich an der Oberfläche hervortreten. Bei Empusa treiben die einzelnen Zellen kurze keulenförmige Schläuche, welche die Haut des Fliegenleibes durchbohrend ins Freie treten und auf ihrer Spitze je eine rundliche farblose Conidie abschnüren, die dann abgeschleudert wird und in der Nachbarschaft kleben bleibt. Bei Entomophthora bilden die Enden der Zweige der herausgewachsenen Mycelfäden Conidien, die in ähnlicher Weise abgeschleudert werden. Die Conidien keimen leicht auf der Haut gesunder Thiere; ihre Keimschläuche durchbohren dieselbe und gelangen so ins Innere des Thierkörpers. Nach einer Reihe ungeschlechtlicher Generationen treten nach NOWAKOWSKI bei Entomophthora Zygosporen auf; sie entstehen am

Mycelium durch Copulation, indem zwei Zellen Copulationsfortsätze gegen einander treiben, die sich vereinigen. Von dem copulirten Zellenpaare tritt dann eine Ausstulpung hervor, welche das einwandernde Protoplasma aufnimmt, sich durch eine Querwand abgrenzt und nun zu einer Zygospore wird. Auch Azygosporen kommen vor, indem solche Zellen auch ohne Copulation entstehen können. Die reife Zygospore hat ein ölreiches Protoplasma und eine dicke, in Endo- und Exosporium differenzirte Haut; sie bleibt nach Auflösung des Myceliums zurück und spielt die Rolle einer Dauerspore, doch ist ihre Keimung noch nicht beobachtet. Bei Empusa sind Dauersporen nicht bekannt.

Literatur. DE BARY und WORONIN, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze I. u. II. Frankfurt 1867. — COHN, Entwickelungsgeschichte des Pilobolus crystallinus. Nova Act. Acad. Leop. Carol. 1851. — COEMANS, Monographie du genre Pilobolus. Brüssel 1862. — DE BARY, Beitr. z. Morphologie und Physiologie der Pilze. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt 1864. — DE BARY und WORONIN, Daselbst 1866. — VAN TIEGHEM, Recherches sur les Mucorinées. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XVII. — Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Daselbst. 6. sér. T. I. — Troisième mémoire sur les Mucorinées. Daselbst. T. IV. — BREFELD, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft I, II und IV. — Botanische Zeitg. 1875. pag. 834; 1876. pag. 587. — ZIMMERMANN, Das Genus Mucor. Chemnitz 1871. — KLEIN, Pilobolus. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. 1872. — BAINIER, Observations sur les Mucorinées. Ann. des sc. nat. 6. sér. T. XVIII. 1883 und XIX. 1884.

Ueber Entomophthoraceen: COHN, Empusa muscae und die Krankheit der Stubenfliegen. Nova Acta Acad. Leop. Carol. 1855. — Beiträge zur Biologie I. 1874. pag. 58. — FRESENIUS, Ueber die Pilzgattung Entomophthora. Frankfurt 1857. — NOWAKOWSKI, Botanische Zeitg. 1877. pag. 217 und 1882. pag. 560. — BREFELD, Ueber Entomophthoreen. Botanische Zeitg. 1877. pag. 345 und Abhandl. d. naturf. Ges. Halle 1873. — Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft IV. pag. 97 u. VI. — SOROKIN, COHN's Beitr. z. Biologie. II. Heft 3. — EIDAM, Basidiobolus. Daselbst IV. Heft 2.

§ 129. 2. Klasse. **Mesomycetes.** Pilzformen, welche die Mitte halten zwischen den echten Pilzen der folgenden Klasse und den vorhergehenden Phycomyceten. Mit den ersteren stimmen sie überein durch das mit Querwänden versehene, also vielzellige Mycelium; aber sie unterscheiden sich von ihnen durch die Sporenbildung. Es sind zwar auch wie bei den Mycomyceten zwei Entwickelungsreihen, die eine mit Endosporen, die andere mit Conidien zu unterscheiden, aber jene zeigen noch nicht die bestimmte Form von Asci mit der bestimmten Zahl von Endosporen, und diese noch nicht die bestimmte Form von Basidien mit der bestimmten Zahl von Conidien, wie sie beide für die Mycomyceten charakteristisch sind, so dass die Mesomyceten in dieser Beziehung viel näher den Phycomyceten stehen. Sexualität ist hier nicht bekannt.

§ 130. 1. Unterklasse. **Hemiasci.** Fortpflanzung durch ruhende Endosporen, welche innerhalb von Sporangien in größerer und unbestimmter Zahl gebildet werden; diese Pilze vermitteln daher den Uebergang zu den Ascomyceten (S. 123).

1. Familie. Ascoideaceae. Mycelium saprophytisch, reich verzweigt und gegliedert; die Myceläste tragen theils Conidien theils Sporangien, in denen zahlreiche sehr kleine Sporen gebildet werden. Nach Entleerung der Sporangien wachsen neue in dieselben hinein (Gattung Ascoidea).

2. Familie. Protomycetaceae. Mycelium parasitisch, intercellular in den Geweben phanerogamer Landpflanzen, z. B. Protomyces macrosporus in Stengeln und

Blattstielen von Aegopodium podagraria, schwielenförmige Verdickungen dieser Theile veranlassend. Einzelne Zellen des Myceliums schwellen zu kugeligen, derbhäutigen Dauerzellen an, die sich also wie Chlamydosporen verhalten. Nach Ueberwinterung keimen dieselben im Frühjahr, indem sie zu Sporangien werden: die innere Haut derselben tritt aus der äußeren hervor; aus dem Inhalte entstehen dann zahlreiche kleine stäbchenförmige, ruhende Endosporen, welche durch Platzen der Sporangiumhaut ausgeschleudert werden. Diese Sporen copuliren nun paarweise, indem sie sich H-förmig vereinigen; eins der beiden copulirten Stäbchen treibt dann einen Keimschlauch, der in eine Nährpflanze eindringend direct wieder zu einem Mycelium sich entwickelt.

Literatur. DE BARY, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Abhandl. d. Senckenberg. Ges. zu Frankfurt a. M. V. 1864.

3. Familie. Thelebolaceae. Mycelium saprophytisch auf thierischen Excrementen, reich verzweigt; die dickwandigen Sporangien enthalten zahlreiche Sporen und werden von einem Hyphengeflecht umschlossen, welches eine fruchtartige Hülle um dieselbe bildet (Gattung Thelebolus).

§ 131. 2. Unterklasse. Hemibasidii. Fortpflanzung durch zahlreiche, an dem parasitischen Mycelium sich bildende Chlamydosporen, welche bei der Keimung ein Promycelium mit Sporidien, d. i. eine Basidie mit Conidien bilden. Diese Pilze, gleichsam die conidienbildenden Schwesterformen der Protomycetaceen, vermitteln daher den Uebergang zu den Basidiomyceten (S. 149). Sie umfassen die

Familie Ustilagineae, Brandpilze. Schmarotzer im Innern dicotyler Landpflanzen, an denen sie die unter dem Namen „Brand" bekannten pathologischen Erscheinungen veranlassen, die alle das Auffallende zeigen, dass die betreffenden Pflanzentheile zerstört werden und an ihrer Stelle eine schwarze, pulverige Masse erscheint, die aus der ungeheuren Anzahl von Chlamydosporen besteht, welche der

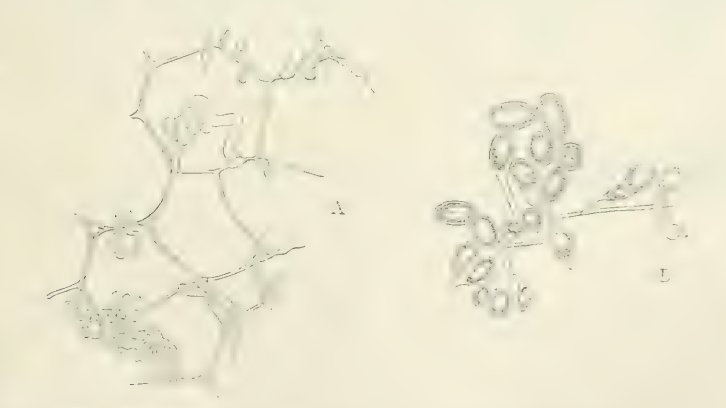


Fig. 326. Ustilago Carbo. *A* Myceliumfäden die Zellen einer jungen Getreideblüthe durchwuchernd. — *B* die Fäden in der Sporenbildung begriffen. 500fach vergrößert.

Pilz hier producirt hat. In dieser Weise zerstört Ustilago Carbo (Staubbrand) die Inflorescenz verschiedener Getreidearten, Tilletia caries (Stein- oder Schmierbrand) die Körner des Weizens, Urocystis occulta die Stengel und Blätter des Roggens, Ustilago antherarum die Antheren von Sileneen, Ustilago maidis die zu beulenförmigen Auswüchsen angeschwollenen befallenen Theile der Maispflanze.

Die Keimschläuche der Ustilagineen dringen entweder an beliebigen Stellen der

oberirdischen Theile der jungen wie der älteren Nährpflanze ein, wie bei Ustilago maidis, desgleichen bei dem auf Calendula, Ranunculus etc. vorkommenden Entyloma, oder nur in die Keimpflanzen, wie bei den Getreide bewohnenen Ustilago-, Tilletia- und Urocystis-Arten. Im letzteren Falle wächst das eingedrungene Mycelium in der

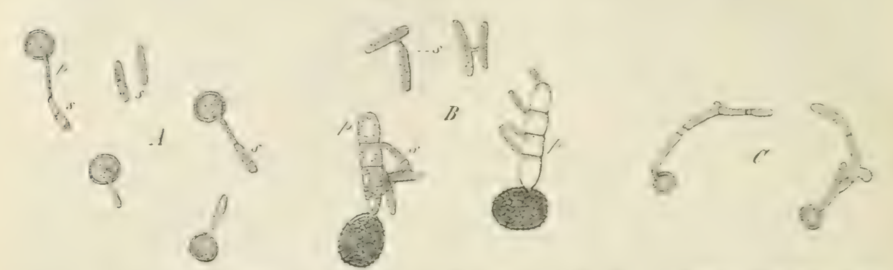


Fig. 327. Keimung von Ustilago-Dauersporen, *p* Promycelium, *s* Sporidien. *A* Ustilago longissima, gegen 700fach vergrößert. *B* Ustil. receptaculorum, 390fach vergrößert. *C* Ustil. Carbo. Nach DE BARY.

heranwachsenden Pflanze mit, von unten allmählich absterbend, um in den oberen Theilen zur Chlamydosporenbildung zu schreiten.

Mycelium ziemlich feinfädig, lang gegliedert, bei Entyloma ausschließlich in den Intercellulargängen wachsend, bei den anderen auch die Wände der Parenchymzellen durchbohrend und das Innere derselben erfüllend (Fig. 326*A*), wenigstens in denjenigen Theilen, wo die Bildung der Chlamydosporen eingeleitet wird, womit eben die schließliche Zerstörung dieser Theile verbunden ist. In den meist gallertartig werdenden vielen kurzen Zweigen, die das Mycelium hier bildet, findet eine Abtrennung durch Querwände in zahlreiche kugelig anschwellende Glieder statt, deren jedes später sich isolirend zur Chlamydospore wird (Fig. 326*B*). In dieser Weise zerfällt das Mycelium so gut wie ganz in colossale Massen von Sporen. Im reifen Zustande besitzen diese ein dickes, bald glattes bald mit Verdickungen versehenes Exosporium, dessen braunes Colorit die schwarze Farbe der Sporenmasse bedingt. Bei Urocystis und Thecaphora sind mehrere Chlamydosporen zu einem Sporenknäuel vereinigt; letzteres entsteht in der Weise, dass das Ende des sporenbildenden Fadens sich in mehrere Zellen theilt und oft noch von Hüllzweigen umwachsen wird. Noch vollkommener ist der Sporencomplex bei Doassansia und Sphacelotheca (in den Früchten von Polygonum Hydropiper), indem er von einer besonderen, derben, persistirenden, allseitig geschlossenen Hülle umgeben ist.



Fig. 328. Tilletia Caries, Keimung der Dauersporen; *p* Promycelium, *s* Sporidien, bei *a* im Beginn ihrer Bildung; *x* zarter von einer primären Sporidie getriebener Keimschlauch; *s'* secundäre Sporidie. 460fach vergrößert. Nach TULASNE.

Die Chlamydosporen spielen die Rolle von Dauersporen, denn sie keimen erst nach einer Ruheperiode oder wenigstens leichter nach Ueberwinterung. Die Spore treibt einen das Exosporium durchbrechenden kurzen stumpfen Keimschlauch, das sogenannte Promycelium, und an diesem entstehen durch Abschnürung eine Anzahl Sporidien, durch welche die Fortpflanzung des Pilzes geschieht. Denn die Sporidien treiben gleich nach ihrer Abgliederung vom Promycelium feine Keimschläuche, welche

direct in die Nährpflanze eindringen oder auch eine secundäre Sporidie abschnüren. Wir haben nun in diesen Promycelien das Prototyp der Basidien und Conidien der Basidiomyceten vor uns. Die Brandpilze zeigen auch gerade in der Form des Promyceliums und der Sporidien die wichtigsten Merkmale, auf denen ihre systematische Eintheilung beruht. Man kann zwei Familienabtheilungen unterscheiden, die eigentlichen Ustilagineen und die Tilletiaceen. Bei den ersteren, die durch Ustilago repräsentirt sind, theilt sich das Promycelium durch Querscheidewände und bildet die Conidien an den Scheidewänden oder einzeln an den Enden (Fig. 327). Bei den Tilletiaceen ist das Promycel ohne Querwände und trägt die Sporidien zu mehreren beisammen auf seinem Ende, z. B. Tilletia Caries in Form eines Wirtels dünner zugespitzter Zweige, welche, ehe sie sich ablösen, meist paarweise mit einander durch einen Querast copuliren (Fig. 328); die paarweise verbunden abfallenden Conidien keimen dann mittelst Keimschläuche oder bilden ovale Secundärconidien. In zuckerhaltigen Flüssigkeiten vermehren sich die Conidien durch hefeartige Sprossung.

Bei Tuburcinia Trientalis und einigen Entylomaarten werden nach Woronin auch am Mycelium auf der Spitze von Conidienträgern, welche über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten, kleine farblose Conidien abgeschnürt, die als ein schimmelartiger Ueberzug auf der Unterseite der befallenen Blätter erscheinen. Auch diese bilden bei der Keimung Keimschläuche, die entweder secundäre Conidien erzeugen oder direct in die Nährpflanze eindringen.

Literatur. de Bary, Untersuchungen über die Brandpilze. Berlin 1853. — Tulasne, Ann. des sc. nat. 3. sér. T. VII. und 4. sér. T. II. — Kühn, Krankheiten der Kulturgewächse. Berlin 1859. — Wolff, Botanische Zeitg. 1873. Nr. 42—44. — Fischer von Waldheim, Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Ustilagineen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik VII. — Les Ustilaginées et leurs plantes nourricières. Ann. des sc. nat. 6. sér. T. IV. 1877. — Winter, Einige Notizen über Ustilagineen. Flora 1876. Nr. 10—11. — Schröter, Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen. Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pfl. II. 1877. — Woronin, Beitr. z. Morphol. und Physiol. d. Pilze. Abhandl. d. Senckenberg. Ges. z. Frankfurt a. M. 1882. — Cornu, Ann. des sc. nat. 6. sér. T. XV. 1883. — Brefeld, Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig 1883. — Neue Untersuchungen über Brandpilze. Nachrichten aus d. Klub d. Landw. Berlin 1888. — Fisch, Doassansia Sagittariae. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1884. — Ward, Entyloma Ranunculi. Transact. of the Roy. Soc. of London. 1887. pag. 173.

§ 132. 3. Klasse. **Mycomycetes.** Mycelium vielzellig. Die Fortpflanzung geschieht entweder durch Endosporen, gebildet in Sporangien, die hier eine bestimmte Form angenommen haben und Sporenschläuche, Asci, genannt werden, oder nur durch Conidien, deren Träger hier ebenfalls bestimmte Form in Gestalt sogenannter Basidien gewonnen haben. Darnach zerfällt die Klasse in zwei parallel neben einander aufsteigende Entwicklungsreihen, die ihre Abkunft von den Hemiasci, beziehungsweise Hemibasidii der vorigen Klasse herleiten und beide in einer Fülle mannigfaltiger, eigenartiger Pflanzentypen sich entwickelt haben bis zu einer in ihrer Art hohen Entwickelungsstufe, mit der dann aber auch diese von dem Hauptstammbaume des Pflanzenreiches abgezweigte Seitenlinie, die durch die Pilze repräsentirt wird, ihren Abschluss gefunden hat.

§ 133. 1. Unterklasse. Ascomycetes. Eine sehr umfangreiche und überaus mannigfaltig gegliederte Pilzgruppe, die mit den einfachsten und

kleinsten Formen beginnt und andererseits eine Menge der größten und vollkommensten Schwämme umfasst. Sie sind alle dadurch gekennzeichnet, dass ihre Sporen in Ascis sich bilden. Der Ascus ist ein Sporangium von bestimmter Form, nämlich ein kugelig oder keulen- oder schlauchförmig angeschwollener Hyphenzweig, der aus seinem protoplasmatischen Inhalt eine bestimmte Anzahl (in den meisten Fällen acht Endosporen, die hier Ascosporen genannt werden, erzeugt. Nach DE BARY, STRASBURGER und SCHMITZ befindet sich in dem jungen Ascus ein Zellkern: beim Beginn der Sporenbildung theilt dieser sich in zwei, jeder derselben abermals, und indem an den vier so entstandenen Kernen die Theilung

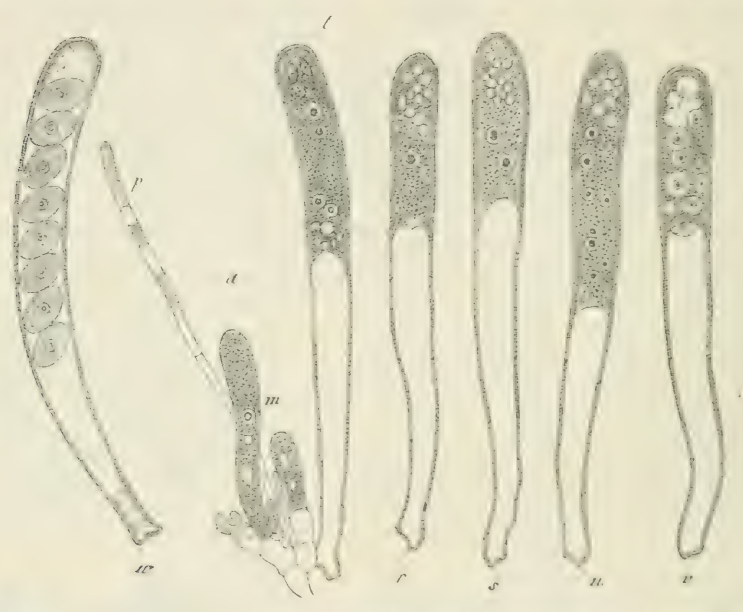


Fig. 329. Asci von Peziza confluens. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. — *a* kleines Stück des Hymeniums, *p* Paraphyse, daneben drei junge Asci. In den erwachsenen Ascis ist der Zellkern in *r* noch ungetheilt, in *s* sind durch Theilung entstandene neue Kerne vorhanden, in *u* und *v* deren weitere Vermehrung, *w* Ascus mit reifen Sporen. 390fach vergrößert. Nach DE BARY.

sich nochmals wiederholt, sind acht freie Zellkerne im Ascus vorhanden (Fig. 329). Die auseinander gerückten Kerne umgeben sich mit Protoplasma und dieses bildet auf seiner Außenfläche eine Membran: so liegen die reifen Sporen zunächst noch im Sporenschlauche eingeschlossen; außer denselben ist dann nur noch wenig Protoplasma mehr vorhanden. Die Ascosporen besitzen meist eine deutlich zweischichtige Membran: die äußere, das Exosporium, ist eine feste cuticularisirte, bisweilen mit Stacheln, Buckeln oder Leisten besetzte Haut, die sehr oft aber auch nur schwach entwickelt ist; die innere Hautschicht, das Endospor, wächst bei der Keimung zu einem Keimschlauch aus, woraus das Mycelium hervorgeht.

Nur bei den einfachsten Ascomyceten treten die Asci einzeln unmittelbar als Zweige des Myceliums auf; bei allen übrigen findet eine

Fruchtbildung statt, indem die Sporenschläuche meist in Mehrzahl auf oder in Fruchtkörpern gebildet werden. Entwickelung und Bau dieser Früchte und, was damit im Zusammenhange steht, die Art der Sporenentleerung aus den Ascis zeigen je nach Familien große Mannigfaltigkeit, wie unten erläutert ist; die Ascosporenfrüchte werden dementsprechend auch mit verschiedenen Namen belegt.

Viele Ascomyceten besitzen außer den Ascosporen auch Conidien, manche sogar mehrere Arten solcher. Die Conidienträger treten in der Regel auf demselben Mycelium auf, welches die Ascosporenfrüchte trägt; oft erscheinen sie vor denselben; manchmal trägt derselbe Fruchtkörper zuerst Conidien und erzeugt später die Ascosporenfrüchte. Die Conidienträger sind ebenfalls von mannigfaltigen Formen: bald sind es bloße Fruchthyphen (conidientragende Fäden), ähnlich den Conidienträgern der Phycomyceten, in Form und Verzweigung mannigfaltige Schimmelbildungen darstellend; bald sind es wirkliche Fruchtkörper, mehr oder minder ähnlich den Ascosporenfrüchten, je nach ihrer Form Conidienstroma oder aber Conidienfrucht (Pyknide) genannt. Die Conidien, die gewöhnlich sehr leicht unter Bildung von Keimschläuchen keimen, liefern zumeist das gleiche Product, wie die Ascosporen. Ebenso kommen bisweilen Chlamydosporen (S. 105) vor, von deren Keimungsproduct dasselbe gilt. Es besteht daher in der Regel kein eigentlicher Generationswechsel, sondern nur eine Pleomorphie der Fortpflanzungsorgane auf ein und demselben Mycelium. In sehr vielen Fällen aber tritt die Ascosporenfrucht als das Ueberwinterungsorgan auf, sei es dass sie selbst in einen Dauerzustand übergeht und die Sporen erst im Frühjahre entlässt oder dass sie sich überhaupt erst in dieser Jahreszeit entwickelt; letzteres geschieht besonders auf Sclerotien (S. 103), wo diese knollenförmigen Ueberwinterungszustände der Mycelien gebildet werden.

Unter den Ascomyceten giebt es eine Menge Rückbildungsformen, bei denen nur conidientragende Fructificationen vorkommen, die Ascosporenfrucht unbekannt ist, sei es dass dieselbe nur selten zur Entwickelung kommt oder noch nicht aufgefunden worden ist, sei es dass sie sich ganz verloren hat, und die Fortpflanzung durch die Conidien in genügender Weise besorgt wird. Für die Conidienformen der Ascomyceten hat die ältere Mycologie eigene Gattungen aufgestellt. Im System der Ascomyceten sind solche ascosporenlose Formen natürlicherweise nicht unterzubringen; sie werden daher unter dem Namen „Imperfecti“ für sich besonders aufgeführt. Viele schimmelartige Saprophyten und viele parasitische Formen gehören zu ihnen.

Die Sexualität ist bei den Ascomyceten mehr oder weniger erloschen. Wo sich die Ueberreste von Geschlechtsorganen finden, da sind sie bei der Erzeugung der Ascosporenfrucht betheiligt. Wie hauptsächlich de Bary gezeigt hat und unten an einigen Beispielen beschrieben werden soll, treten bei der Entwicklung der Ascosporenfrucht in mehreren Fällen Organe auf, die auf das Nächste an die Oogonien und die Antheridien mit ihren Befruchtungsschläuchen bei den Phycomyceten erinnern, indem der junge Ascus oder ein erst später die Asci erzeugendes Zellgebilde (Ascogon oder Archicarpium) in Copulation mit einer besonderen anscheinend

männlichen schlauchförmigen Zelle (Antheridienzweig) zu beobachten ist: von dem Ascogon sprossen dann Hyphen aus (ascogene Hyphen), aus denen sich die Asci entwickeln. Wieder bei anderen Ascomyceten treten in der Nachbarschaft der künftigen Ascosporenfrüchte besondere fruchtähnliche Organe, Spermogonien auf, von welchen kleine sich isolirende Zellchen, die Spermatien, in überschwenglicher Menge erzeugt und ausgestoßen werden. In den von Stahl, Fisch und mir beobachteten Fällen copuliren diese Spermatien so wie die gleichnamigen Gebilde der Florideen (S. 100) als passiv bewegliche männliche Geschlechtszellen mit einem an dem Archicarp vorhandenen Trichogyn, wonach also auch der für die Florideen charakteristische Befruchtungsact hier in seinen Nachklängen erscheint. Bei manchen Ascomyceten lässt aber die Entwickelungsgeschichte der Ascosporenfrucht keine Organe, die als Ascogon und Antheridienzweige gedeutet werden könnten, erkennen. Die Träger und Erzeuger der Asci sind hier in nichts mehr von den benachbarten sterilen Hyphen verschieden; ebenso wenig werden Spermatien gebildet. Hier ist also analog wie bei manchen Saprolegniaceen, die Sexualität verloren gegangen, und Apogamie eingetreten. Die Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten ist noch in viel zu wenigen Fällen bekannt, als dass wir sagen könnten, in welchem Umfange hier noch Sexualität besteht und andererseits Apogamie herrscht. Ein entschiedener Gegner der Sexualität bei den Ascomyceten ist Brefeld. Er sieht in den vermeintlichen Antheridienzweigen nichts als vegetative Sprossungen, die nur die Nahrungsstoffe behufs Erzeugung der Frucht oder der Asci zuleiten sollen, was aber im Grunde freilich ebenso wenig wie das andere erwiesen ist. Die Spermatien vieler Ascomyceten hat Brefeld zur Keimung, nämlich zur Bildung von Keimschläuchen oder kleinen Mycelien bringen können; er spricht ihnen daher den männlichen Charakter ab und erklärt sie für ungeschlechtliche Vermehrungsorgane, für eine besondere Art von Conidien. Früheren Beobachtern haben sich die Spermatien nicht als keimfähig erwiesen. Wenn dieselben nun aber unter Umständen Keime bilden, so ist das kein Beweis gegen ihre Befruchtungsfähigkeit; sie würden dann erinnern an die Zygosporen, deren Copulationszellen auch mitunter ohne zu copuliren als Azygosporen direct keimfähig sind, und man würde auch in dieser Erscheinung eine beginnende Rückbildung sexueller Zellen zu ungeschlechtlichen Vermehrungsorganen zu sehen haben. Eine sichere Entscheidung bezüglich der Sexualität würde sich nur experimentell durch Ausschluss der für männliche Organe angesprochenen Gebilde gewinnen lassen, was hier wegen der Kleinheit der fraglichen Objecte mindestens sehr schwierig sein dürfte.

1. Reihe. **Exoasci.** Mycelium bald sehr einfach, bald reich verzweigt; einzelne Zellen oder Zweige desselben entwickeln sich direct zu freien, also in keiner Frucht eingeschlossenen Ascis.

1. Familie. Saccharomycetes, Hefepilze, Sprosspilze. Einzellige Pilze, die meist in zuckerhaltigen Flüssigkeiten wachsen und durch hefeartige Sprossung sich vermehren. Die rundlichen oder ovalen Zellen haben eine dünne Membran und einen Protoplasmakörper, in welchem sich Vacuolen und ein Zellkern befinden. Die hefeartige Sprossung (S. 102) bedingt eine enorme Vermehrung (I., Fig. 2, S. 4), indem die gebildeten Sprosszellen sich leicht isoliren. Sie ist die einzige Vegetationsform, in welcher diese Pilze gewöhnlich wachsen; doch gehen sie mitunter in die Form von Mycelien über, indem die Sprosszellen mehr oder weniger die Gestalt lang gestreckter Gliederzellen von Fäden annehmen. Da auch Mycelien und Conidien mancher höherer Ascomyceten, die Conidien der Tremellaceen und der Ustilagineen, sowie die Mucoraceen unter gewissen Umständen hefeartige Sprossung zeigen, so vermuthen Manche in den Hefepilzen Conidien nicht näher bekannter höherer Pilze. Nach einer anderen Auffassung sind die echten Hefepilze selbständige, sehr rückgebildete Formen, welche die einfachsten Ascomyceten darstellen. Bei schlechter Ernährung, z. B. auf der Oberfläche zerschnittener Kartoffeln, Rüben etc., bilden sich nämlich einzelne Hefezellen zu Ascis um, indem in denselben 2 bis 4 Endosporen entstehen, die dann sofort keimfähig sind und bei der Keimung wieder die Hefesprossung beginnen. Wir stellen daher die Hefepilze, wenn auch unentschieden, auf

die niedrigste Stufe der Ascomyceten. Selbstverständlich gehören also die erwähnten hefeähnlichen Sprossungen gewisser höherer Pilze nicht hierher; und von den vielen hefeartigen Formen, an denen bisher keine Ascosporenbildung beobachtet worden ist, muss es unentschieden bleiben, ob sie den Saccharomyceten angehören. Ueber die durch gewisse Hefepilze erzeugte Alkoholgährung ist I., S. 3 näheres zu finden.

Literatur. de Seynes, Sur le mycoderma vini. Compt. rend. 1868. — Reess, Botanische Untersuchungen über Alkoholgährungspilze. Leipzig 1870. — Cienkowski, Die Pilze der Kahmhaut. Bull. d. l'acad. de Pétersbourg 1873. — Chr. Hansen, Recherches sur la morphologie et la physiologie des ferments alcooliques. Resumé du compt. rend. des travaux du laborat. de Carlsberg 1886—1888. — Jörgensen, Microorganismen der Gährungsindustrie. Berlin 1890.

2. Familie. Exoascaceae. Parasiten auf Phanerogamen. Das Mycelium wächst zwischen den Epidermiszellen und der Cuticula der Nährpflanze, seine Gliederzellen wachsen direct in cylindrische Asci aus, welche zahlreich die Cuticula durchbrechen und je 8 kugelige Ascosporen erzeugen. Letztere treten aus, indem der Ascus platzt; bisweilen keimen sie innerhalb desselben durch hefeartige Sprossung, wodurch hier der Irrthum vielsporiger Schläuche entstand. Manche Arten besitzen ein intercellular im Gewebe der Nährpflanze wachsendes perennirendes Mycelium, welches sich im Frühjahre in die jungen Triebe verbreitet und dort die fertilen Hyphen entwickelt. Die Arten bringen theils blasig aufgetriebene Stellen an den Blättern hervor, theils Zweigwucherungen, sogenannte Hexenbesen, und Exoascus pruni die als Taschen oder Narren bezeichneten Deformationen der Früchte von Prunus domestica.

Literatur. de Bary, Beitr. zur Morphol. u. Physiol. d. Pilze. Abhandl. der Senckenbergischen naturf. Ges. Frankfurt a. M. V. 1864. — Winter in Rabenhorst's Kryptogamenflora, die Pilze. Leipzig 1887. — Sadebeck in Jahrb. d. wissensch. Anstalten für Hamburg 1883 und 1890 u. Sitzungsber. d. bot. Ges. Hamburg 1888. — Prillieux, Bulletin de la soc. bot. de France 1872, pag. 227. — Magnus, Hedwigia 1874, pag. 135, 1875 pag. 97 und 1890 I. — Johanson, Taphrina. Svensk. Vetensk. Acad. Oefvers. 1885 und Handlingar 1887. — Fisch, Ascomyces, Botan. Zeitg. 1885. pag. 29.

2. Reihe. **Carpoasci.** Mycelium vollkommen entwickelt; die Asci befinden sich auf oder in besonderen Fruchtkörpern, welche auf dem Mycelium gebildet werden. Hierher gehört die Hauptmasse der Ascomyceten, die wir nach dem Bau der Fruchtkörper wieder in eine Anzahl Unterreihen eintheilen können. Auch diese umfassen zum Theil wiederum sehr mannigfaltige Typen, für die man eine große Anzahl von Familien aufgestellt hat. Wir können die letzteren hier nicht alle aufführen, um so weniger weil darin noch keineswegs eine endgültige Classification dieser Pilze gefunden werden kann, die vielmehr erst möglich sein wird, wenn von einer größeren Anzahl derselben die Entwicklungsgeschichte vorliegt. Wir werden vielmehr nur die in letzterer Beziehung bestbekannten Formen als Repräsentanten der hauptsächlichen Typen aufführen. Diese werden für die zukünftige Forschung die Mittelpunkte bilden, um welche sich die übrigen Formen gruppiren oder neben denen etwa neue Gruppen aufzustellen sind.

1. Unterreihe und Familie. Gymnoascaceae. Sehr kleine, saprophyt auf Thierkoth, alten Blätterpilzen etc. wachsende Pilze. Die Asci stehen in Knäueln beisammen und werden nur unvollständig von einer gemeinsamen, aus locker verfilzten Mycelfäden gebildeten Hülle umschlossen, so dass die Complexe der Asci nackt sind. Nach Baranetzky und Eidam geht der Bildung der Asci eine Copulation spiralig um einander gewundener, aus dem Mycelium entspringender Hyphenzweige voraus.

Literatur. Reess, Botanische Untersuch. über Alkoholgährungspilze. Leipzig 1870. pag. 77. — Baranetzky, Botan. Zeitg. 1872. Nr. 10. — Eidam, Cohn's Beiträge z. Biologie d. Pfl. III. — Zukal, Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1890. pag. 295.

2. Unterreihe. **Discomycetes, Scheibenpilze.** Fruchtkörper scheibenartig, becherförmig oder von anderen Formen; Asci in großer Anzahl neben einander stehend, eine besondere Schicht, Hymenium genannt, bildend, welche die Oberfläche des Fruchtkörpers überzieht. Die Fruchtkörper entstehen meist in Mehrzahl auf dem Mycelium, welches bald auf der Erde, bald auf verwesenden Pflanzentheilen, Thierkoth etc. wächst, bald auch parasitisch in lebenden Pflanzen vorkommt, wo es entweder nur einzelne Stellen von Blättern etc. (Phacidium, Rhytisma, Pseudopeziza) oder die ganze Nährpflanze (Sclerotinia) durchzieht.

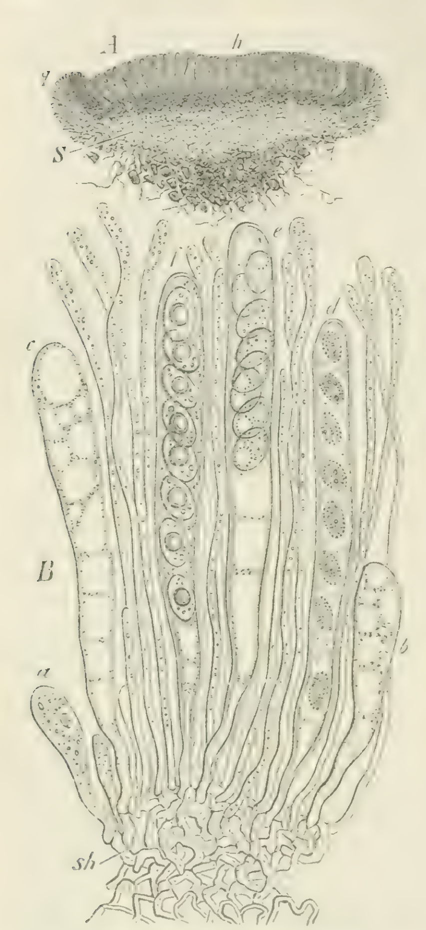


Fig. 330. Peziza convexula. *A* senkrechter Durchschnitt des Fruchtkörpers, etwa 20mal vergrößert; *h* Hymenium, *S* der sterile Gewebekörper der Frucht, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt und von dem die in den Erdboden hineinwachsenden freien Myceliumfäden ausgehen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums 550fach vergrößert; *sh* subhymeniale Schicht, aus dicht verflochtenen Hyphen gebildet; *a—f* Sporenschläuche, dazwischen dünnere Fäden, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen. Nach SACHS.

Die typische Form des Fruchtkörpers ist die einer sitzenden rundlichen scheibenförmigen Schüssel, deren concave freie Oberseite von dem oft besonders gefärbten Hymenium eingenommen wird (Fig. 330), ein sogenanntes Apothecium (Peziza, Ascobolus etc.). Dies sind meist kleine oder mäßig große Körper, die aus pseudoparenchymatisch verflochtenen Hyphen gebildet sind und bald fleischig-saftige, bald mehr wachsartige, bald auch schwarze, hornartige oder krustige Beschaffenheit haben. In der Jugend ist das Apothecium geschlossen, indem die Ränder zusammenneigen; durch weiteres Wachsthum der Hymeniumschicht gehen die Ränder aus einander und jene kommt frei an die Oberfläche zu liegen. Bei manchen Gattungen sind die Apothecien mehr länglich bis strichförmig (Rhytisma). Andere haben runde, aber gestielte, daher becher- oder trompetenförmige Apothecien, wo ebenfalls die concave Oberseite des Hymenium trägt (Sclerotinia). Die vollkommensten Fruchtkörperformen erscheinen als größere, erdbewohnende, fleischig-saftige Schwämme in Form gestielter Keulen (Geoglossum) oder Hüte (Helvella, Morchella), deren oft mit Erhöhungen und Vertiefungen versehene Oberfläche ganz von dem Hymenium überzogen ist. Am Hymenium (Fig. 330) unterscheiden wir die subhymeniale Schicht, die aus verschlungenen Hyphen besteht, von denen die Asci als dicke keulig oder cylindrisch anschwellende Zweige aufwärts wachsen; meist stehen zwischen den Ascis dünne sterile Hyphen, die jenen an Länge gleichkommen oder sie etwas überragen, die sogenannten **Paraphysen**. Die Sporenschläuche sind acht-, bisweilen vielsporig, reifen meist einer nach dem andern und entleeren die Sporen in dieser Reihenfolge und zwar durch Ejaculation, indem durch den zunehmenden Druck seiner Inhaltsflüssigkeit der Ascus an der Spitze plötzlich zerreißt, wobei die Sporen weit fort gespritzt werden.

Die Entwicklungsgeschichte ist nur von wenigen Formen vollständig bekannt. An Peziza confluens entdeckte zuerst de Bary bei der Anlage der Fruchtkörper eigenthümliche Zellen, welche den Eindruck von Sexualorganen machen. Aeste der Myceliumfäden erheben und verzweigen sich büschelförmig; die Enden der stärkeren Zweige schwellen zu eiförmigen Blasen an, welche oben einen gekrümmten Fortsatz treiben (Fig. 331 *a* mit *f*); dieses ist das Archicarpium. Aus einer unteren Zelle desselben Zweiges wächst ein keulenförmiger Antheridienzweig (*i*) hervor, dessen Spitze mit dem erwähnten Fortsatz sich verbindet. Hierauf sprossen aus dem Hauptfaden, der diese Organe trägt, zahlreiche dünne Hyphen (*h*) hervor, welche die Rosette der Sexualorgane umwächst und sie in ein Hyphengeflecht einhüllt, welches den Körper des Apotheciums darstellt, auf dessen Oberseite dann die Hymeniumschicht gebildet wird. Aehnliche Vorgänge sind von Woronin auch an

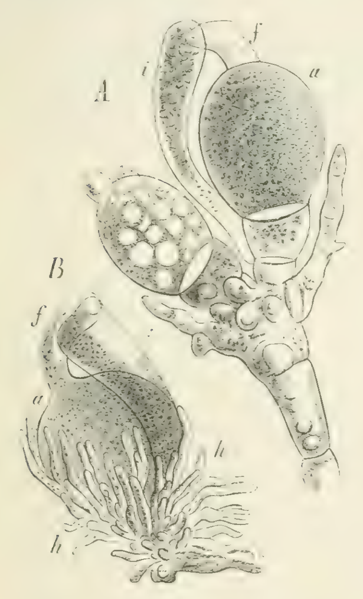


Fig. 331. Peziza confluens. Archicarpium mit Antheridium, sehr stark vergrößert. Erklärung im Texte. Nach Tulasne.

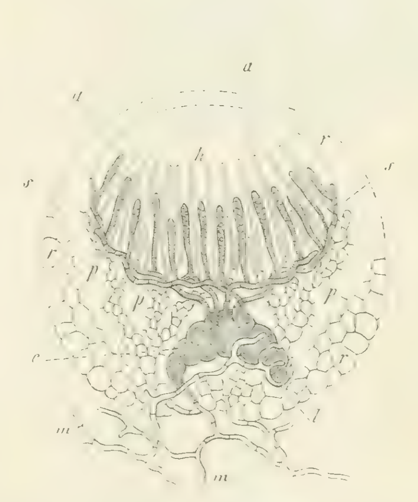


Fig. 332. Schematischer Durchschnitt des Fruchtkörpers von Ascobolus furfuraceus auf dem Mycelium *m*. Nach Janczewski. Weitere Erklärung im Texte.

anderen Peziza-Arten gefunden worden. Bei Ascobolus furfuraceus verhält sich die Sache nach Janczewski folgendermaßen. In Fig. 332 ist *c* das Archicarp und *l* der Antheridiumzweig, beide aus Zweigen des Myceliums entstanden. Jenes besteht aus einer Reihe kurzer, weiter Zellen und ist stark gekrümmt; die dünnen Antheridienzweige legen sich dem vorderen Ende desselben an. In der Folge treibt eine der mittleren Zellen des Archicarps zahlreiche Fäden (*s*), ascogene Fäden genannt, weil aus ihnen später die Asci durch Verzweigung hervorgehen. Aus den die Sexualorgane tragenden Hyphen ist inzwischen um das Archicarp ein Fadenknäuel entstanden, welches den sterilen Theil des Fruchtkörpers darstellt. Dieser bildet nach außen eine Rinde *r*, während das im Innern befindliche Gewebe *p* sich auch mit an der Bildung der subhymenialen Schicht betheiligt, aber nur die Paraphysen *h* erzeugt, welche schon vor den Sporenschläuchen entstehen. Das Ganze ist ein junges, noch geschlossenes Apothecium.

Spermatien, die mit den gleichnamigen Organen der Pyrenomyceten (S. 141) und der Flechten (S. 136) übereinstimmen, sind auch bei einigen Discomyceten zu finden,

bald in besonderen Spermogonien in unmittelbarster Nähe der jungen Apothecien (Tryblidium quercinum, Rhytisma etc.), bald in den jungen Apothecien selbst. Ob dieselben etwa bei einem Befruchtungsacte eine Rolle spielen, ist nicht bekannt.

Einen durch das Auftreten von Conidien und besonders von Sclerotien regelmäßig gegliederten Entwicklungsgang besitzen die Sclerotinia-Arten. Der Pilz durchzieht mit seinem Mycelium parasitisch verschiedene Phanerogamen, wächst aber auch auf todten Pflanzentheilen, also saprophyt. Auf der Nährpflanze entwickelt der Pilz keine Apothecien, sondern nur Conidienträger: aufrechte, septirte, oben verzweigte und an den Enden der Zweige büschelig stehende, ovale Conidien abschnürende Fruchthyphen, bei der gemeinsten Art S. Fuckeliana den früher als Botrytis cinerea bezeichneten grauen Schimmel darstellend, der seine Conidien nur während der Nacht bildet; diese sind sofort keimfähig und können neue Mycelien erzeugen. Später entstehen am Mycelium auf oder in der Nährpflanze sitzende knollenförmige, schwarzrindige Sclerotien (S. 103); sie bleiben nach Verwesung des Pflanzengewebes übrig und stellen einen Dauerzustand dar. Werden sie bald nach ihrer Entstehung auf feuchte Erde gelegt, so entwickelt sich auf ihnen eine Menge von Botrytis-Conidienträgen; haben sie dagegen vorher eine mehrmonatliche Ruhe durchlebt, also im Frühlinge, so entstehen dann auf ihnen die Ascosporenfrüchte, d. s. kleine bis 1 cm große, trompetenförmige Apothecien von der oben beschriebenen Beschaffenheit; die Ascosporen sind sogleich keimfähig und erzeugen wieder das parasitäre Mycelium.

Literatur. de Bary, Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Leipzig 1863. — de Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Frankfurt 1866. II. — Tulasne, Ann. des sc. nat. 5. sér. T. VI. pag. 217. — Kühn, Sclerotienkrankheit des Klees. Hedwigia 1870. — Rehm, Entwickelungsgeschichte eines die Kleearten zerstörenden Pilzes. Göttingen 1872. — Janczewski, Botanische Zeitg. 1871. Nr. 18. — van Tieghem, Daselbst. 1876. pag. 11. — Brefeld, Botan. Untersuch. über Schimmelpilze. Leipzig 1881. Heft 4. — Frank, Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. pag. 530. — Erikson, Peziza ciborioides. Landsbr. Acad. Handl. 1880. — de Bary, Ueber einige Sclerotinien. Botan. Zeitg. 1886. — Kihlmann, Entwickelungssgeschichte der Ascomyceten. Acta soc. sc. Fenniae 1883. — Zukal, Mycologische Untersuchungen. Denkschr. d. Wiener Akad. 1885. — Schröter, Weiße Heidelbeeren (Peziza baccarum). Hedwigia 1879. — Woronin, Sclerotinienkrankheit der Vaccinium-Beeren. Mém. de l'acad. de St. Pétersbourg. 7. sér. T. 36. Nr. 6. — Klein, Nächtliche Sporenbildung von Botrytis cinerea. Botan. Zeitg. 1885. — Marschall Ward, Lily-disease. Ann. of bot. Vol. II. Nr. 7. 1888. — Müller-Thurgau, Edelfäule der Trauben. Landwirthsch. Jahrb. 17, 1888. pag. 83. — Kissling, Biologie der Botrytis cinerea. Hedwigia 1889.

Anhang. Die flechtenbildenden Discomyceten, gymnocarpe oder discocarpe Flechten. (Discolichenes, Lichenes discocarpi.) Hierher gehört die überwiegende Mehrzahl der Flechten (S. 107), weil ihre Ascosporenfrüchte Apothecien sind, die mit denjenigen der Discomyceten ganz übereinstimmen.

Der Flechtenthallus besteht immer aus zwei Formelementen: den Hyphen, die den gleichnamigen Bestandtheilen der gewöhnlichen Pilze in jeder Beziehung gleichen und auch hier dem flechtenbildenden Pilze angehören, und den Flechtengonidien, d. s. chlorophyllhaltige Zellen, also Gebilde, welche den gewöhnlichen Pilzen nicht eigen sind und auch hier nicht von den Flechtenhyphen abstammen, sondern verschiedenen Algen angehören, mit denen das Pilzmycelium in symbiotischer Vereinigung wächst. Durch den Besitz der chlorophyllhaltigen Zellen sind die Flechten zur Kohlensäure-Assimilation befähigt, die Algen sind also die Ernährer der flechtenbildenden Pilze, während die Erwerbung der mineralischen Nährstoffe allein von den Hyphen des Pilzes besorgt wird, und zwar von den unten zu beschreibenden Rhizinen, welche in das Substrat eindringen. Damit hängt auch das von den gewöhnlichen Pilzen abweichende Vorkommen der Flechten auf Stein (in den die Rhizinen oder selbst Theile des Thallus unter theilweiser Auflösung der Gesteinsmasse eindringen), Erde, Baumrinden etc. zusammen.

Als Ganzes betrachtet zeigt der Flechtenthallus zunächst in seiner äußeren Form große Mannigfaltigkeit. Es lassen sich in dieser Beziehung drei Hauptarten unterscheiden. Der krustenförmige Flechtenthallus stellt eine an ihrer Peripherie

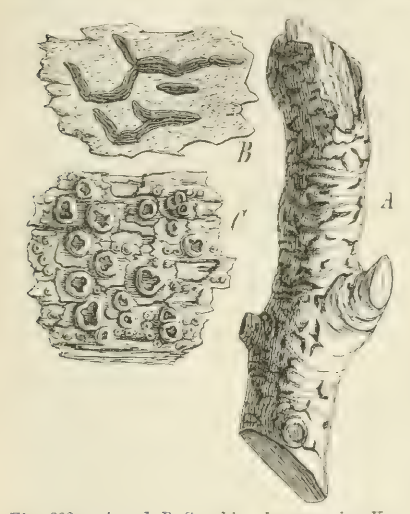


Fig. 333. *A* und *B* Graphis elegans, eine Krustenflechte auf der Rinde von Ilex Aquifolium, *A* in natürlicher Größe, *B* wenig vergrößert. — *C* Pertusaria Wulfeni, eine andere Krustenflechte, wenig vergrößert. Nach Sachs.

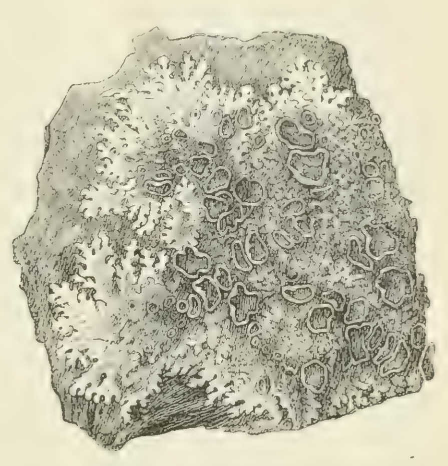


Fig. 334. Parmelia conspersa, auf Gestein wachsend, mit laubartigem Thallus, der mit zahlreichen Apothecien besetzt ist; natürliche Größe.

durch Wachsthum sich ausbreitende dünne zusammenhängende Kruste oder auch eine mehr feinkörnige Masse dar, welche dem Substrate mit der ganzen Unterseite so an- oder auch eingewachsen ist, dass sie von diesem nicht vollständig und ohne Zerstörung des Thallus abgelöst werden kann (Fig. 333). Durch verschiedene Mittelformen geht dieser Thallus in den laubartigen Flechtenthallus über. Dieser bildet flächenförmige, oft krause Ausbreitungen, die sich aber von ihrer Unterlage vollständig abheben lassen, weil sie nur mit ihren feinen Rhizinen (Wurzeln), welche zerstreut an der Unterseite hervortreten, in das Substrat eindringen. Der laubige Thallus breitet sich bei ungestörtem Wachsthum allseitig aus und erreicht dann im Allgemeinen kreisförmigen Umriss; das Randwachsthum geschieht aber local ungleichmäßig, so dass der Rand viele eingebuchtete Lappen bildet (Fig. 334). Die dritte Form, die mit der vorigen ebenfalls durch Uebergänge verbunden ist, ist der strauchartige Flechtenthallus; er ist dem Substrat nur an der Basis angewachsen und erhebt sich von dort aus strauchförmig, mehr oder weniger reich verzweigt, wobei der Körper bald fein cylindrisch (Fig. 335), bald



Fig. 335. Usnea barbata, eine Strauchflechte, bei *f* mit der Haftscheibe festsitzend; bei *a* Apothecien: natürliche Größe. Nach Sachs.

bandartig abgeflacht ist. Eigenthümlich verhält sich Cladonia und Stereocaulon; hier wird zuerst ein laubartiger Thallus von geringer Größe gebildet; aus diesem erhebt sich dann erst ein bald becher- oder trompetenförmiger bald strauchartig verzweigter Körper (sogenanntes Podetium), der meist ausgeprägt negativ geotropisch ist; nur dieser trägt die Apothecien und ist als eine Art Fruchtkörper zu betrachten, bleibt aber auch oft steril (Fig. 336).

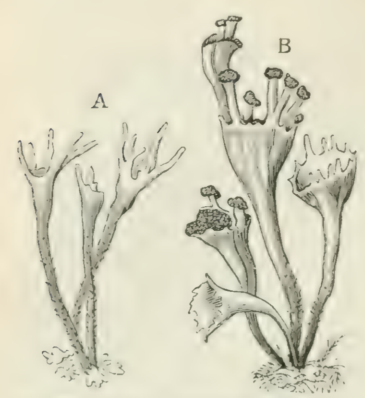


Fig. 336. Cladonia fimbriata. Trompetenförmige Podetien, die aus einem kleinschuppigen laubartigen Thallus entspringen, bei *A* ohne, bei *B* mit Apothecien; natürliche Größe.

Seinem inneren Baue nach, d. h. hinsichtlich der Lagerung der Goniden und der Hyphen nennt man den Flechtenthallus homöomer, wenn beiderlei Elementargebilde ungefähr gleichmäßig gemengt erscheinen, oder heteromer, wenn die Gonidien in eine besondere Schicht zusammengedrängt sind, wodurch zugleich eine nur aus Hyphen bestehende Rindenschicht und eine ebensolche Markschicht sich differenziren; indessen wachsen dann doch auch zwischen den Gonidien Hyphen, welche die Verbindung zwischen Mark und Rinde vermitteln (Fig. 337). Die Rindenschicht ist immer durch eine dichte Vereinigung der Hyphen, die oft pseudoparenchymatische Form annimmt, ausgezeichnet, während in der Markschicht die Hyphen lockerer verflochten sind. Beim strauchartigen Thallus ist die ganze Oberfläche von der Rindenschicht bedeckt, und das Mark nimmt das Innere ein, beim laubartigen Thallus ist die freie Oberseite von der Rindenschicht, die Unterseite von der Markschicht gebildet; doch ist mitunter auch diese noch von einer Rindenschicht überzogen (Fig. 337). Die ins Substrat eindringenden Haftorgane, die Rhizinen oder Wurzeln, entspringen hier aus der Markschicht, beziehungsweise deren Rinde; sie stellen Stränge mit einander verbundener mehrfacher Hyphen dar.

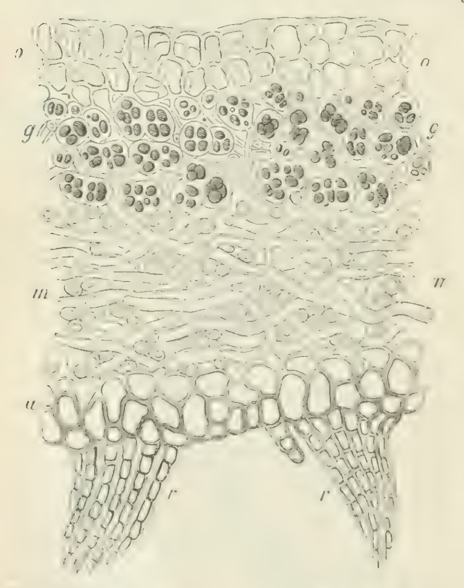


Fig. 337. Querschnitt durch den laubartigen Thallus von Sticta fuliginosa; *o* Rindenschicht der Oberseite, *u* die der Unterseite, *r r* Rhizinen; *m* Markschicht, aus deutlichen Hyphen bestehend, während die Hyphen der Rindenschichten kurz gegliedert, weitlumig, und interstitienlos verbunden sind, ein Pseudoparenchym bilden (I., S. 101); *g* Gonidienschicht, in welcher die dunkelgehaltenen spangrünen Gonidien mit ihren Gallertmembranen unterscheidbar sind. 500fach vergrößert. Nach SACHS.

Das Wachsthum des Flechtenthallus wird entweder durch die Gonidien oder durch die Hyphen bestimmt, also entweder durch die Alge oder durch den Pilz. Ersteres ist besonders bei den homöomeren Formen der Fall; hier erscheint die Flechte deutlich als eine von einem Pilze befallene Alge, und gerade diese Flechten sind es auch gewesen, durch die man zuerst auf die Doppelnatur der Flechten geführt worden ist. So ist z. B. Ephebe eine der wenigen Flechten, wo die Gonidien eine Fadenalge aus der Gattung Sirosiphon sind; aus Fig. 338, S. 133, welche einen Ast des kleinen strauchartigen Thallus im optischen Längsschnitte zeigt, ist ersichtlich, dass der Ast an der Spitze durch Län-

genwachsthum und dementsprechende Quertheilung eines Gonidiums *gs*, welches hier die Scheitelzelle des Astes darstellt, sich verlängert und dass die erzeugten Gliederzellen sich später noch nach verschiedenen Richtungen theilen und auch die Astbildung bei *a* bewirken, während die sehr feinen Hyphen (*h*) dem Längenwachsthum des Sirosiphonfadens nachfolgen, indem sie zwar manchmal bis an die Scheitelzelle reichen, meistens aber weit unterhalb derselben endigen, später auch zwischen die Gonidienzellen eindringen, wobei sie immer in der gallertigen Zellhautmasse der Alge wachsen, also die Gestalt des Algenfadens nicht weiter verändern. Dasselbe gilt auch von den Collemaceen; der gallertartige Thallus dieser Flechten ist nichts anderes als eine Gallertalge, eine Nostocacee (S. 66); die Gonidien stimmen mit den blaugrünen Zellen der Nostocschnüre auf das vollständigste überein; selbst die inhaltsleeren eigenthümlichen Grenzzellen derselben (S. 66) sind vorhanden; die Gallertmasse dieser Algen ist von den Hyphen nach allen Richtungen durchwachsen (Fig. 339). Die Mehrzahl der flechtenbildenden Pilze aber sucht sich Pleurococcaceen (S. 76) und Chroococcaceen (S. 65), die als Anflüge auf feuchtem Boden, Baumrinden und Steinen wachsen, als Nährpflanzen aus (hauptsächlich Cystococcus und Pleurococcus), deren einzelne Zellen nun von dem Pilzgewebe so umwachsen werden, dass sie schließlich nur noch dem dichten Hyphengewebe eingestreut oder wie eine besondere Gonidienschicht in diesem erscheinen. In allen diesen Fällen ist das Hyphengewebe des Pilzes das



Fig. 338. Ein Zweig des Thallus von Ephebe pubescens, 550fach vergrößert. Nach Sachs. Erklärung im Texte.

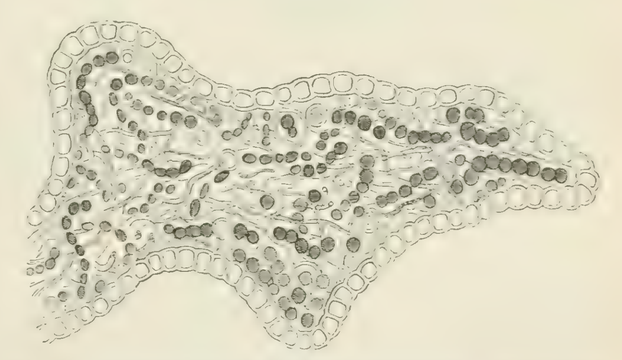


Fig. 339. Durchschnitt durch den gallertartigen Thallus von Leptogium scotinum; eine Hautschicht umkleidet das innere Gewebe, welches in einer formlosen Gallerte liegende Gonidienschnüre von Nostoc und Hyphen enthält. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

Bestimmende beim Wachsthum des Thallus. In Fig. 340 ist dies an einem dünnen Thalluszweige von Usnea barbata erläutert. Auch hier findet Scheitelwachsthum statt; dieses wird aber nicht wie bei Ephebe durch die Gonidien vermittelt, sondern die ziemlich parallel verlaufenden, am Scheitel zusammenneigenden Hyphen verlängern sich gemeinschaftlich durch Scheitelwachsthum ihrer Endglieder, dem weiter rückwärts ein intercalares Wachsthum der Fäden und eine Vermehrung derselben durch Einschiebung neuer Hyphenzweige nach verschiedenen Richtungen folgt. Ein Stück hinter dem Scheitel differenzirt sich das Hyphengewebe in eine dichtzellige Rinde und in ein lockerfaseriges Mark, welches noch von einem axilen dichten Strange longitudinaler Hyphen durchzogen ist, wie aus dem Querschnitt *B* ersichtlich ist. Da, wo hinter dem Scheitel diese Differenzirung beginnt, endigt auch die Gonidien-

schicht, welche zwischen Rinde und Mark liegt; zunächst hinter dem Scheitel liegen nur einzelne Gonidien, durch deren Theilung die Gonidienschicht allmählich zellenreicher wird. Auch die Verzweigung des Thallus geht hier von den Hyphen aus; sie kann am Scheitel durch Dichotomie des Hyphenbündels oder rückwärts vom Scheitel durch Adventiväste geschehen; im letzteren Falle bilden die Rindenhyphen einen neuen Scheitel, indem sie auswärts fortwachsen; hinter dem Scheitel des Astes finden sich auch die Gonidien ein, und endlich erscheinen die homologen Gewebeformen von Stamm und Ast verbunden (Fig. 340 *B*). Hier kommt also alles Wachsthum auf Rechnung der Hyphen, und die Gonidien verhalten sich nur wie eine fremdartige Beimengung. Im wesentlichen auf dieselbe Weise geschieht nun auch das Randwachsthum des laubartigen Thallus der heteromeren Flechten. Auch die Krustenflechten zeigen meist einen fortwachsenden Rand, der ganz allein aus Hyphengewebe besteht, in welchem erst weiter gegen das Centrum hin an einzelnen isolirten Stellen die ersten Gonidienhaufen auftreten; jener gonidienfreie Rand wird hier als Protothallus bezeichnet. In eigenthümlicher Weise baut sich, wie ich gezeigt habe, der baumrindenbewohnende (hypophlöodische) krustenförmige Thallus der Graphideen (Fig. 341) auf. Die Gonidien dieser Flechten werden von der rothen Fadenalge Trentepohlia (S. 84) geliefert. Anfangs stellt aber der Thallus von Arthonia vulgaris und Graphis scripta ein gonidienloses, nur aus Hyphen bestehendes Stadium dar, er ist also reiner Pilz. Innerhalb der äußersten Korkschicht des Periderms durchwuchert ein Geflecht sehr dünner Hyphen die Zellen nach allen Richtungen; dieses Lager breitet sich centrifugal aus und stellt später die Randzone des Thallus dar. In dieses Hyphengeflecht wandern nun erst die eben bezeichneten, häufig auf Baumrinden wachsenden Algen als Gonidien ein; die Fructification der Flechte bildet sich erst nach Einwanderung der Gonidien. Manche rindenbewohnende Arten von Arthonia sind, wie ich gezeigt habe, zeitlebens gonidienlos, also mit Unrecht zu den Flechten gerechnet worden, vielmehr echte Pilze.

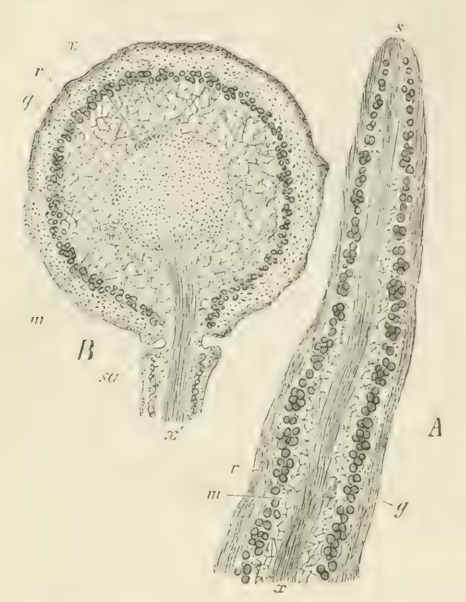


Fig. 340. Usnea barbata. *A* Optischer Längsschnitt eines in Kali aufgehellten Thalluszweiges, *B* Querschnitt eines älteren Thallusstammes mit dem Basalstück eines Adventivastes *as*; *s* Scheitel des Zweiges, *r* Rinde, *x* der axile Markstrang, *m* das lockere Markgeflecht. *g* Gonidienschicht. 300fach vergrößert. Nach Sachs.

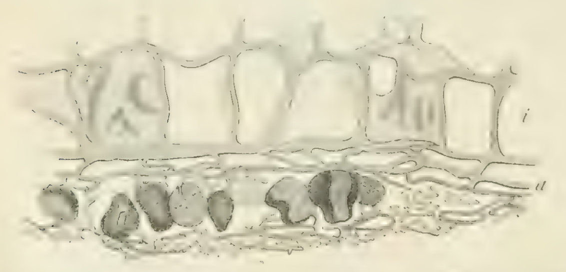


Fig. 341. Dünner Querschnitt durch das Periderm der Esche mit dem Thallus von Arthonia vulgaris; *a* die äußeren Korkzelllagen, in denen die Elemente des Flechtenthallus, nämlich die feinen Hyphen und die relativ großen Trentepohlia-Gonidien unterscheidbar sind; *i* innere, flechtenfreie Korkschicht; 300fach vergrößert.

Die Algennatur der Flechtengonidien ist besonders durch die Beobachtung

erwiesen worden, dass dieselben nach Befreiung von den Flechtenhyphen als normale Algen sich weiter entwickeln. Nachdem schon SPEERSCHNEIDER an den isolirten Gonidien von Hagenia eine starke Vermehrung durch Theilung in je vier Tochterzellen beobachtete, haben FAMINTZIN und BARANETZKY an solchen Gonidien von Physcia, Cladonia und Evernia auch die Schwärmsporenbildung (S. 76) constatirt. Ebenso hat man aus Collema und Peltigera die Gonidien zu echten Nostoccolonien erziehen können. Andererseits haben Versuche von REESS und Anderen ergeben, dass, wenn man keimende Flechtensporen (aus den Ascosporenfrüchten) mit den ihren Gonidien entsprechenden Algen in Verbindung bringt, die Algen von den Pilzfäden umsponnen werden. STAHL ist auf diesem Wege die Bildung eines kleinen vollständigen Thallus geglückt. Später hat BONNIER derartige Versuche gemacht, aus denen zu schließen

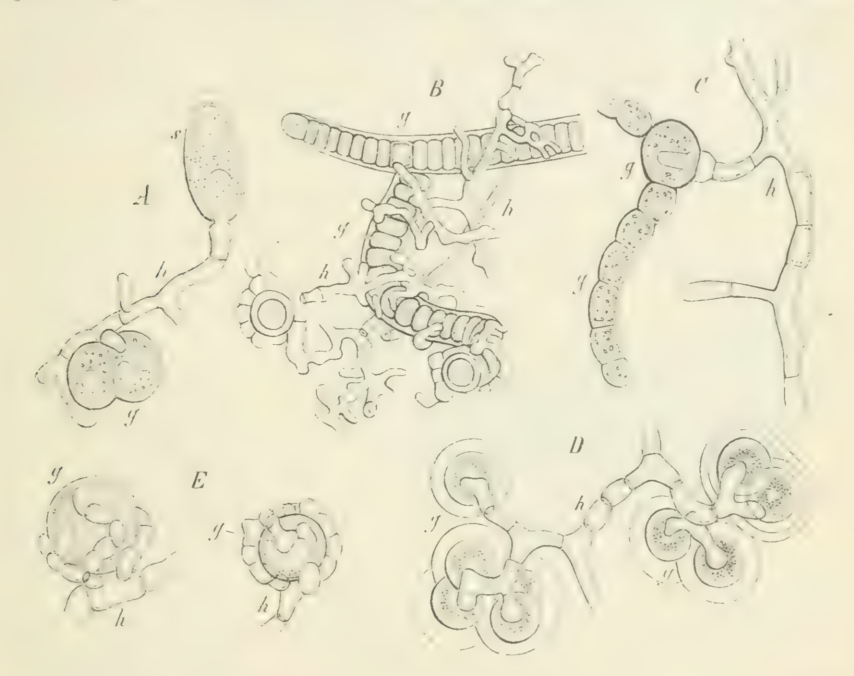


Fig. 342. Gonidien-Typen der Flechten; überall bedeutet *g* das Gonidium, *h* die Pilzhyphe. — *A* keimende Spore *s* von Physcia parietina, deren Keimschlauch sich auf Protococcus viridis festsetzt. — *B* Scytonemafaden von den Hyphen des Stereocaulon ramulosum umsponnen. — *C* aus dem Thallus von Physma chalaganum, wo in eine Zelle des Nostocfadens ein Zweig der Hyphe eindringt. — *D* aus Synalissa symphorea, die Gonidien sind die Alge Gloeocapsa. — *E* aus Cladonia furcata, Protococcus als Gonidium ist von den Hyphen umsponnen. Nach BORNET.

ist, dass die meisten Culturversuche zur Erzeugung eines Flechtenthallus deshalb vereitelt werden, weil fremde Organismen zerstörend einwirken; denn es gelang ihm vollständige und sogar fructificirende Flechtenlager zu erzeugen, wenn die Flechtensporen und Algen auf sterilisirten Glasplatten oder Rindenstückchen in sterilisirter Luft ausgesäet wurden, während die Aussaat von Flechtensporen allein unter diesen Umständen nur Thallusbildungen bewirkte. A. MÖLLER erzielte bei Aussaat bloßer Flechtensporen, nämlich von Lecanora-, Thelotrema-, Pertusaria-, Buellia-, Lecidella-, verschiedenen Graphideen-Arten und von Calicium parietinum, in geeigneten Nährlösungen auf Objectträgern die Bildung eines kleinen kreisförmig sich ausbreitenden Myceliums und unter Auftreten von Luftfäden sogar die Bildung eines kleinen, jedoch gonidienlosen Thallus, der bei Calicium in diesem Zustande sogar Pyknidenfrüchte erzeugte. Durch das von STAHL beschriebene Verhalten der Hymenialgonidien ist eine

besondere Art des Zustandekommens des Flechtenthallus nachgewiesen worden. Mit jenem Namen bezeichnet man kleine, von den Thallusgonidien abstammende Gonidien, welche in den Früchten der Flechte zwischen den Ascis sich befinden und mit den Sporen zugleich aus den Früchten entleert werden; mit diesen Gonidien verflechten sich die Keimschläuche der Sporen sogleich, und es entwickelt sich daraus wieder ein neuer Thallus. Die Pilzhyphen üben einen gewissen Einfluss auf die Algen aus, die ihnen als Gonidien dienen. Dies spricht sich besonders in der Unterdrückung der Zoosporenbildung aus, wenn solche der Alge zukommt. Sind es Fadenalgen, so zerfallen die Fäden oft in einzelne Zellen. Bisweilen wird auch die Algenzelle zu einem stärkeren Wachsthum veranlasst; hierher gehören auch die merkwürdigen Fälle, wo Hyphenzweige in die Gonidien selbst eindringen (Fig. 342 *C* und *D*), was früher unrichtig als eine Entstehung von Gonidien aus Hyphenzweigen gedeutet wurde; die betreffenden Algenzellen zeigen dann ein stärkeres Wachsthum. Der Satz, dass überhaupt alle Flechten Vereinigungen von Pilzen mit Algen sind, ist mit Bestimmtheit zuerst von Schwendener ausgesprochen worden. Dieser hat auch die verschiedenen Algentypen, welche den flechtenbildenden Pilzen als Gonidien dienen, näher bezeichnet; die wichtigsten derselben finden sich in unseren Figuren 342 und 337—339 dargestellt.

Die Apothecien dieser Flechten-Abtheilung gleichen denjenigen der Discomyceten; sie haben meist schüsselförmige, bisweilen kissen- oder kopfförmige, bei den Graphideen längliche bis strichförmige Gestalt (Fig. 333, *A* u. *B*, S. 131) und sitzen beim strauchartigen Thallus meist auf den Spitzen der Aeste (Fig. 335, S. 131), beim laub- und krustenförmigen Thallus auf dessen Oberseite (Fig. 333 u. 334, S. 131). Das Hymenium (Fig. 343) besteht auch hier aus Sporenschläuchen und Paraphysen, die mit den gleichnamigen Organen der Discomyceten übereinstimmen (Fig. 344, S. 137). Die oft braune oder rothe Farbe des Hymeniums der Flechtenapothecien rührt daher, dass die äußeren Enden der Paraphysen einen entsprechenden Farbstoff besitzen. Die Apothecien entstehen im Inneren des Thallusgewebes und treten erst später über dessen Oberfläche hervor, um ihre Hymenialschicht frei auszubreiten (Fig. 343). Ihre Bildung geht stets allein von den Hyphen aus, sie sind die Früchte des flechtenbildenden Pilzes. Nach Stahl's Beobachtungen an Collema sind bei der Entstehung der Apothecien Organe betheiligt, welche viel Uebereinstimmendes mit den Geschlechtsorganen der Florideen haben. Es finden sich wie dort Spermatien, die in besonderen kleineren Behältern, den Spermogonien, gebildet werden. Diese stimmen mit denen anderer Ascomyceten (S. 141) genau überein, sind im Thallus eingesenkt und durch eine Mündung nach außen geöffnet; man hat sie in weiter Verbreitung unter den Flechten nachgewiesen. Nach Brefeld und A. Möller können nun zwar gewisse Flechtenspermatien, wenn man sie getrennt von der Flechte aussäet, nach Art von Conidien keimen und ein kleines Mycelium bilden; bei Calicium parietinum gelang es sogar, wie oben erwähnt, nach Aussaat von Sporen aus den Ascusfrüchten, als auch von Spermatien (Pyknidensporen) ein wieder mit Spermogonien (Pykniden) fructificirendes Mycelium zu erzeugen; Brefeld und A. Möller



Fig. 343. Senkrechter Durchschnitt durch das Apothecium von Anaptychia ciliaris; *h* Hymenium, *y* subhymeniale Schicht; das übrige gehört zum Thallus, dessen Markschicht *m*, Rinde *r*, Gonidien *g*; bei *t t* der thallodische Rand des Apotheciums; etwa 50fach vergrößert. Nach Sachs.

nennen daher solche keimende Spermatien Sporen und die Spermogonien Pykniden. Auf der Flechte jedoch können die Spermatien die Rolle männlicher Sexualzellen spielen, wie aus den Beobachtungen, welche schon früher von STAHL bei Collema gemacht wurden, hervorgeht. Das jüngste Stadium eines Apotheciums stellt hier ein dem der Florideen ganz entsprechendes Procarp dar (S. 100); es entspringt als starker Seitenzweig einer Hyphe des Thallus, der untere, korkzieherartig gewundene vielzellige Theil, das Ascogon oder Archicarp, setzt sich in einen mehrzelligen Faden (Trichogyn) fort, welcher bis über die Thallusoberfläche reicht. Die Spermogonien werden durch Wasseraufnahme entleert; die Spermatien gelangen durch Wassertropfen in Berührung mit den Trichogynen, mit denen sie dann in Copulation treten. Während nun das Ascogon von einem Knäuel der umgebenden Thallushyphen eingehüllt wird, vergrößern und vermehren sich seine Zellen; aus diesen wachsen nun Seitenzweige hervor, welche als ascogene Fäden zu bezeichnen sind, weil aus ihnen die Asci hervorgehen. Dagegen stammen die Paraphysen von den vegetativen Hyphen ab, die sich an der Apotheciumbildung betheiligen; ebenso die lediglich aus verflochtenen Hyphen, ohne Gonidien bestehende pseudoparenchymatische sogenannte subhymeniale Schicht, auf welcher das Hymenium ruht (Fig. 343 u. 344 *y*), und welche zugleich den Rand des Apotheciums umfasst (das sogenannte Excipulum). Ganz ähnliche Ascogone und Trichogynen, mit denen die Spermatien zusammenkleben, hat LINDAU bei einer Anzahl heteromerer Flechten, wie Anaptychia, Ramalina, Physcia, Parmelia, Xanthoria, Placodium, Lecanora und Lecidella gefunden; auch die Abstammung der Asci von den aus dem Ascogon hervorgehenden ascogenen Fäden und der Paraphysen von vegetativen Hyphen wurde hier constatirt. Diese Verhältnisse treffen aber jedenfalls nicht für alle Flechten zu, denn nach KRABBE ist

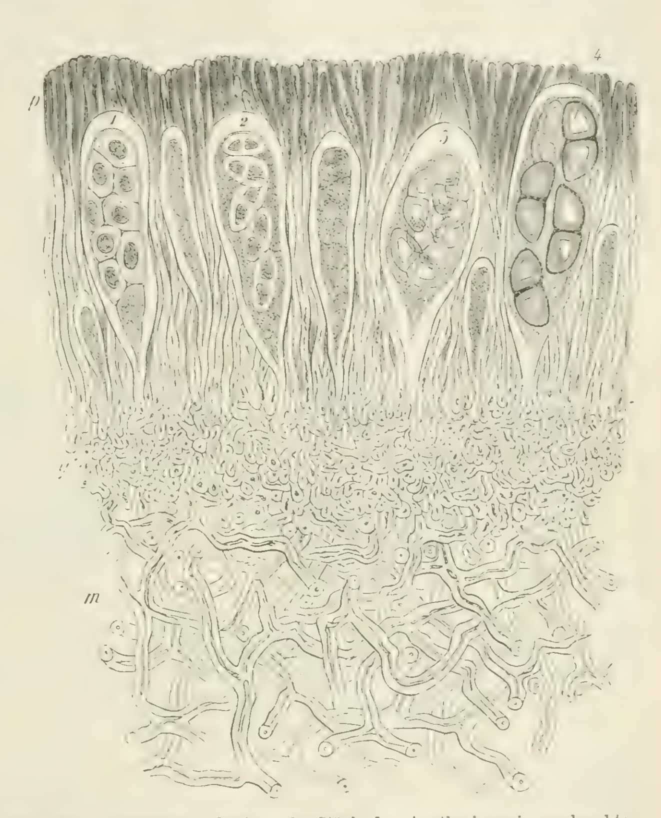


Fig. 344. Anaptychia ciliaris; ein Stück des Apotheciums im senkrechten Durchschnitt; *m* Markschicht des Thallus, *y* subhymeniale Schicht; *p* Paraphysen des Hymeniums, deren obere Enden gebräunt sind; dazwischen die Asci in verschiedenen Entwickelungsstadien; bei *1* junge noch nicht septirte Sporen, *2*—*4* weitere Entwickelungszustände; das Protoplasma der Asci, in welchem die Sporen eingelagert sind, ist contrahirt. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

Sphyridium fungiforme eine spermogonienlose Flechte, bei der auch die Apothecium-Entwickelung nach einem von den anderen Flechten durchaus verschiedenen Modus erfolgt. Die Anlagen der Apothecien entstehen hier als eine Wucherung der Thallusschüppchen, in welcher erst die Paraphysen, später die ascogenen Hyphen angelegt werden, und zwar sind dieselben nicht von Anfang an getrennt, sondern werden aus demselben Grundgewebe gebildet, so dass hier wahrscheinlich kein Geschlechtsact betheiligt ist. Ebenso fand Krabbe, dass bei Cladonia die Anlage der Ascusfrucht ungeschlechtlich, rein vegetativ entsteht, indem die fertilen Fasern als seitliche Zweige an den sterilen entspringen und, ohne mit einander zu verschmelzen, parallel neben einander senkrecht in der Rinde emporwachsen, ohne dass irgend etwas gefunden werden kann, was als Sexualact zu deuten wäre. Das Apothecium tritt entweder mit seinem Excipulum aus dem Thallus hervor (bei den Lecideen); oder der letztere bildet durch entsprechendes Wachsthum eine wallartige aus Rinde und Gonidienschicht bestehende Umrandung des Apotheciums (bei den Lecanoreen, Fig. 343, S. 136); in jenem Falle spricht man von einem Excipulum proprium, in diesem von einem E. thallodes. Hinsichtlich der Asci und der Bildung der Sporen in denselben gilt das Gleiche wie bei den Discomyceten. In den meisten Fällen ist die Zahl der Sporen 8; bei Umbilicaria und Megalospora 1—2, bei manchen Pertusarien 2—3 oder 4—6, bei Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne geht sie in die Hunderte. Der Bau der Sporen ist ziemlich mannigfaltig; es giebt einzellige und mehrzellige Sporen. Ihre

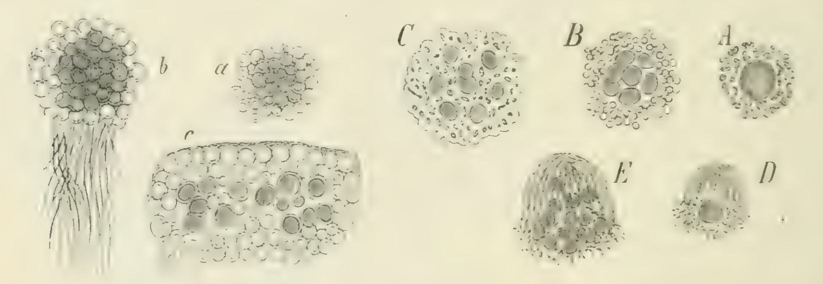


Fig. 345. *A—D* Soredien von Usnea barbata, bestehend aus Gonidien, die von Hyphen umsponnen sind. Bei *A* ist eine einzige Gonidie im Soredium, bei *B* und *C* sind durch Theilung die Gonidien vermehrt und allmählich durch zwischengewachsene Hyphen aus einander gedrängt. — *D* und *E* keimende Soredien, wobei die Hyphen einen Thallusscheitel bilden und die Gonidien sich vermehren. — *a—c* Soredien von Physcia parietina, *a* mit pseudoparenchymatischer Hyphenhülle, die bei *b* Rhizinen erzeugt; *c* junger Thallus, der aus einem Soredium entstanden ist. 500fach vergrößert. Nach Schwendener.

Entleerung erfolgt bei eintretender Durchfeuchtung des Hymeniums und zwar wie bei den Discomyceten durch Ausschleuderung aus dem aufreißenden Scheitel des Ascus. Die Keimung der Sporen besteht in dem Austreiben eines Keimschlauches aus dem Endosporium jeder Sporenzelle; die einzelligen großen Sporen von Megalospora, Ochrolechia und Pertusaria bilden beim Keimen sehr zahlreiche Keimschläuche.

Die meisten Flechten vermehren sich auch auf vegetativem Wege, und zwar viel ausgiebiger als durch Sporen. Dies geschieht durch die Soredien (Fig. 345), d. s. einzelne Gonidienzellen oder Gonidiengruppen, welche von Hyphen umsponnen aus dem Thallus ausgestoßen werden, in Form von pulverigen oder feinkrümeligen Massen. Die Soredien entstehen in der Gonidienschicht, indem die Gonidien sich wiederholt theilen und jede Theilzelle von neuem von Hyphen umsponnen wird. Durch die öftere Wiederholung dieses Vorganges häufen sich die Soredien an, bis endlich die Rinde zerreißt. Auch außerhalb des Thallus können sich die ausgestoßenen Soredien in dieser Weise vermehren (es bilden sich sogenannte Soredien-Anflüge); unter günstigen Umständen wächst aber das Soredium zu einem neuen Thallus heran (Fig. 345, *E*, *D*, *c*). Bei Usnea kann letzteres schon zu einer Zeit stattfinden, wo das Soredium noch im mütterlichen Thallus sitzt, wodurch sogenannte Soredialäste erzeugt werden.

Literatur. Tulasne, Mémoire pour servir à l'histoire organograph. et physiol. des lichens, Ann. des. sc. nat. 3. sér. T. XVII. — Speerschneider, Botanische Zeitg. 1853. pag. 705; 1854. pag. 593, 193, 481; 1855. pag. 315; 1857. pag. 521. — Sachs, Botanische Zeitg. 1855. pag. 1. — Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus, Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 1860, 1862, 1868. — Flora 1862. pag. 224; 1863. pag. 240; 1864. pag. 320; 1872. Nr. 11—15. — Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel 1869. — Fuisting, De nonnullis apothecii Lichenum evolvendi rationibus. Berlin 1865. — Botanische Zeitg. 1868. Nr. 40—42. — Rees, Monatsberichte der Berliner Akademie, October 1871. — Treub, Botanische Zeitg. 1873. Nr. 14. — Famintzin und Baranetzky, Botanische Zeitg. 1868. Nr. 11, und Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, VII. — Itzigsohn, Botanische Zeitg. 1868. Nr. 12. — Bornet, Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. des sc. nat. T. XVII. — Winter, Zur Anatomie einiger Krustenflechten. Flora 1875. Nr. 9. — Frank, Biologie der Krustenflechten. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pfl. II. 2. Heft. — Körber, Zur Abwehr der Schwendener-Bornet-schen Flechtentheorie. Breslau 1871. — Stahl, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten. Leipzig 1877 und 1878. — Krabbe, Entwickelung etc. einiger Flechtenapothecien. Botan. Zeitg. 1882. — Entwickelungsgeschichte der Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891. —Bonnier, Culture des Lichens etc. Bullet. de la soc. bot. de France 1886. pag. 546. und Ann. des sc. nat. Bot. 7. sér. T. IX. 1889. pag. 1. — A. Möller, Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Untersuch. aus d. bot. Instit. zu Münster 1887. pag. 52. — Lindau, Anlage und Entwickelung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888. No. 30.

3. Unterreihe. Hysteriales. Von den Discomyceten dadurch unterschieden, dass die dem Substrate auf- oder eingewachsenen elliptischen oder länglichen Apothecien geschlossen sind, und zur Reife sich lippenartig durch einen engen Spalt öffnen. Das Fruchtgehäuse ist von pseudoparenchymatischer Structur, schwarz, bald mehr häutig, bald mehr kohlig; das im Grunde des Fruchtkörpers befindliche Hymenium gleicht dem der Discomyceten. Kleine parasitisch oder saprophytisch auf Pflanzen wachsende Pilze.

Literatur. Duby, Sur la Tribu des Hysterinées. Mém. de la soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève 1861. — Rehm, in Rabenhorst's Kryptogamenflora. Winter, Die Pilze.

4. Unterreihe. Pyrenomycetes, Kernpilze. Die Fruchtkörper sind kleine rundliche oder flaschenförmige Behälter, Perithecien, die am Scheitel von einem Porus durchbrochen sind mit einer papillen- bis halsförmigen Mündung (Fig. 347, S. 142). Sie bestehen aus der Wandung, die ein festes pseudoparenchymatisches Gewebe meist von dunkler, bisweilen von heller oder röthlicher Farbe darstellt, und aus einem weichen farblosen Kern; letzterer ist im Jugendzustand ein zartes, durchsichtiges, luftfreies Gewebe, welches später verdrängt wird durch die lang keulenförmigen, meist achtsporigen Asci, zwischen denen auch oft Paraphysen, wie bei den Discomyceten, vorhanden sind; diese entspringen einem die Innenwand des Peritheciums auskleidenden, oft nur ihre Basis einnehmenden Hymenium. Der sehr enge Mündungskanal des Perithecienhalses wird meist von dicht stehenden nach außen gerichteten Haaren Periphysen ausgekleidet. Die Sporenschläuche eines und desselben Peritheciums reifen einer nach dem andern; in derselben Folge geschieht auch die Entleerung der Sporen, und zwar entweder dadurch, dass die Membran des reifen Ascus zu Gallerte aufquillt, mit welcher die Sporen aus der Mündung hervorgepresst werden, oder durch Ausspritzung, wie bei Sordaria, Polystigma, Gnomonia etc., indem ein Ascus um den anderen sich so stark verlängert, dass er mit seinem Scheitel gerade in den Mündungskanal hineinwächst, wo er nun berstend seinen Inhalt hinausschießt, worauf er einschrumpft, um dem nächsten Platz zu machen.

Sexualorgane sind sowohl in der Form von Ascogonien und Antheridienzweigen, als auch in der von Trichogynen und Spermatien, die in Spermogonien erzeugt werden, bekannt.

Conidienträger kommen bei den Pyrenomyceten in großer Mannigfaltigkeit vor: theils conidientragende Hyphen in großem Formenreichthum, theils

Fruchtkörper, die an der Oberfläche mit einem conidientragenden Hymenium bekleidet sind (conidientragendes Stroma), theils perithecienähnliche, mit Mündung versehene Behälter, die immer anstatt Asci conidienabschnürende Zellen tragen; sie werden als Pykniden- oder Conidienfrüchte bezeichnet. Die Pykniden sind daher den Spermogonien ähnlich, die Stylosporen aber größer als die Spermatien und leicht keimfähig.

Unter den Pyrenomyceten lassen sich vorläufig etwa folgende Verwandtschaftsgruppen aufstellen, die wir in einem oder einigen Repräsentanten vorführen.

1. Familie. Leptopyrenomycetes (die Sordariaceae und Chaetomiaceae). Perithecien unmittelbar auf dem Mycelium und auf dem Substrate (meist Mist, faulende Pflanzentheile, moderndes Papier) aufsitzend, weich (Sordaria) oder sehr zerbrechlich und mit Haarschopf (Chaetomium). Die Ascosporen erzeugen ein Mycelium, auf welchem sogleich wieder Perithecien entstehen. Bei Sordaria hat Woronin als erstes Stadium der Perithecienbildung ein Ascogon und Antheridienzweige, die mit einander in Copulation treten, beobachtet, ähnlich wie bei den Perisporiaceen (S. 146); auch bei Chaetomium hat man ein demjenigen der Erysiphaceen ähnliches gekrümmtes Ascogon gefunden. Spermogonien sind nicht bekannt. Bei Chaetomium und Sordaria kommen auf dem Mycelium auch Conidienträger (Fruchthyphen mit Ketten und Büscheln von Conidien) vor.

2. Familie. Scleropyrenomycetes (die Lophiostomaceae, Amphisphaeriaceae, Ceratostomaceae, Melanommaceae und Trichosphaeriaceae der bisherigen Systeme). Perithecien unmittelbar auf dem Mycelium und auf dem Substrate (faulem Holz, Aesten, Rinden) aufsitzend, zerstreut oder heerdenweise wachsend, von schwarzer Farbe und harter, lederartiger, korkiger, holziger oder kohliger Beschaffenheit. Conidientragende Fruchthyphen, auch Spermogonien sind in einzelnen Fällen beobachtet. Entwickelungsgeschichtlich ist wenig bekannt.

Die Cucurbitariaceae unterscheiden sich durch die rasenförmig einem undeutlichen Stroma aufsitzenden, erst eingesenkten, dann aber hervorbrechenden Perithecien.

3. Familie. Cryptopyrenomycetes (die Sphaerellaceae, Pleosporaceae, Massariaceae, Clypeosphaeriaceae der älteren Systeme). Perithecien dem Substrate (meist todten Blättern und Stengeln) eingesenkt bleibend, nur mit dem Scheiteltheil mehr oder weniger freiliegend; häufig lederartig, dunkel. Mycelium oft anfangs parasitisch auf den noch lebenden Pflanzentheilen, und dabei Conidienträger bildend, welche entweder als Büschel von Fruchthyphen aus den Spaltöffnungen hervorwachsen (die Ramularia, Cercospora, Cylindrospora etc. bezeichneten Formen), oder auch überall durch die Epidermis hervorbrechen (besonders die sehr verbreiteten zu Pleospora gehörigen Conidienformen Cladosporium etc.) Auch giebt es bisweilen Pykniden und Spermogonien, mit den Perithecien in Gestalt und Sitz übereinstimmend nur kleiner und dünnwandiger (Fig. 346). Die Perithecien werden von demselben Mycelium, aber gewöhnlich erst nach dem Absterben des Substrates gebildet und reifen oft erst nach Ueberwinterung, sehr oft unterbleibt ihre Bildung ganz. Nach Bauke findet sich bei Pleospora herbarum kein Ascogonium, indem die Perithecienanlage als ein aus der Theilung einiger Myceliumzellen hervorgehender Gewebekörper entsteht.

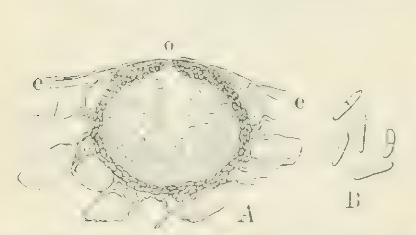


Fig. 346. Eine Pyknide Septoria Atriplicis im Durchschnitt; bei *o* die Mündung, auf der Innenseite der Wandung werden septirte Conidien abgeschnürt, deren einige bei *B* stärker vergrößert; *e* Epidermis des Blattes von Atriplex latifolia, worin der Pilz schmarotzt.

4. Familie. Valsoideae (Valsaceae, Diatrypaceae, Melanconidaceae, Melogrammataceae). Perithecien in einem kleinen polster- oder kegelförmigen Stroma, welches in der Rinde todter Baumzweige sitzt und mit dem Scheitel, in welchem die Hälse der Perithecien münden, das Periderm durchbricht. Sehr häufig finden sich hier Spermogonien, welche vor den Perithecien erscheinen; sie sitzen in dem

Stroma entweder über den künftigen Perithecien oder in der Mitte, so dass die letzteren rings um sie herum gebildet werden. Nicht selten kommen auch Pykniden vor, die dann oft in einem ähnlichen Stroma für sich sitzen; desgleichen Stromata, die an der Oberfläche ein conidienbildendes Hymenium tragen. Ueber die Entwickelungsgeschichte ist wenig bekannt.

5. Familie. Gamopyrenomycetes (die Gattungen Polystigma und Gnomonia). Mycelium in lebenden Blättern; die Hyphen verflechten sich mehr oder weniger dicht zu einem Stroma, zumal bei Polystigma, wo dasselbe eine rothe fleischig verdickte Stelle im Blatte bildet. Fisch's und meine Untersuchungen an Polystigma, sowie die meinigen an Gnomonia haben einen bei beiden Gattungen ganz übereinstimmenden Sexualact nachgewiesen: eine Befruchtung von Trichogynen durch Spermatien (Fig. 347 *F*, *G*). In dem befallenen Blattflecken, beziehendlich in dem Stroma nisten zahlreiche Spermogonien in Form von Höhlungen, die durch einen Porus nach außen geöffnet sind und durch denselben die zahlreichen Spermatien entleeren, die sie im Innern erzeugen (Fig. 347 *E*, *D*). Letztere sind bei beiden Gattungen feine hakenförmig gekrümmte Stäbchen. Wegen dieser Gestalt hängen sich dieselben leicht an die Trichogynen an, welche im Umkreise um die Spermogonienmündungen vertheilt in Form kurzer dicker gerader Fäden aus der Oberfläche des Blattes hervorgestreckt sind. Zur Zeit, wo die Spermatien entleert werden, sieht man solche an den Trichogynen festhaften, in Copulation mit denselben; sehr bald erschlaffen dann die Trychogynen und werden undeutlich. Jedes Trichogyn giebt nun später einem Perithecium den Ursprung; es stellt die Endzelle eines Fadens vor, dessen untere dickere Gliederzellen tief im Innern des Blattes oder Stromas sitzen und sich allmählich zu einem rundlichen Zellencomplex vermehren, welcher den Anfang des Peritheciums bildet. Bis zu diesem Entwickelungsstadium ist der Herbst herangekommen; die weitere Ausbildung und Reifung der Perithecien erfolgt erst im nächsten Frühjahre. Sie stellen zahlreiche kleine runde, mit den Ascis erfüllte Höhlungen in dem Blatte, beziehendlich in dem Stroma dar, welche durch eine halsförmige Mündung nach außen geöffnet sind (Fig. 347 *A*, S. 142), aus der bei beiden Gattungen die reifen ovalen Sporen, deren je acht in einem Ascus liegen, in die Luft ausgespritzt werden, wie ich näher beschrieben habe. Interessant sind die beiden verschiedenen Mittel, durch welche die Ueberwinterung und nächstjährige Reifung der Perithecienanlagen gesichert wird. Das von Polystigma rubrum bewohnte Pflaumenblatt fällt im Herbste ab, aber von dem am Boden schnell verwesenden Blattkörper bleibt das korkartig erhärtete Stroma lange über den Winter hinaus erhalten und während des Frühlings bis in den Sommer hinein werden Sporen aus demselben in die Luft emporgeschossen. Bei Gnomonia erythrostoma wird kein solches Stroma gebildet; die Kirschenblätter, in denen die Perithecienanlagen nisten, bleiben hier dadurch vor Zerstörung bewahrt, dass sie an die Zweige fest angekittet werden, und zwar, wie ich gezeigt habe, dadurch, dass die Stromabildung gewissermaßen in den Blattstiel verlegt wird, indem der Pilz aus dem Blatte Myceliumfäden in den Stiel sendet, wo sich dieselben in dem Grade vermehren und pseudoparenchymatisch vereinigen, dass der Stiel unter Rückwärtskrümmung mumienartig erhärtet und das Abfallen des Blattes verhindert wird. Die gebräunten trocknen Blätter sitzen daher noch wohl erhalten im nächsten Frühlinge und Sommer auf dem Baume, und ihre inzwischen gereiften Perithecien werfen in dieser Zeit die Sporen auf das neue Laub und auf die Früchte. Bei Polystigma wie bei Gnomonia entwickeln sich aus den Keimschläuchen der Ascosporen sogleich wieder die neuen blattbewohnenden Mycelien.

Vielleicht schließen sich hieran die Dothideaceae, welche ein ebensolches, aber schwarzes Stroma meist auf lebenden Blättern bilden, worin die Perithecien als einfache Höhlungen nisten, wie bei Polystigma; auch sind hier Spermatien bekannt, doch fehlt noch die Entwickelungsgeschichte.

6. Familie. Xylariaceae. Mycelium in faulem Holze, ein oberflächliches, stark entwickeltes, dunkles Stroma bildend. Dieses ist bald dünn und flach ausgebreitet oder polsterförmig (Hypoxylon) oder aufrecht, becher- (Poronia) oder verzweigt strauchförmig (Xylaria) und enthält unmittelbar unter seiner Oberfläche in einer Schicht die dicht nebeneinander sitzenden Perithecien, die nur mit ihren

Mündungen frei liegen. Meist kommen Conidien vor, die hier an demselben Stroma, welches später die Perithecien erzeugt, auf einem die Oberfläche desselben anfangs überziehenden Hymenium gebildet werden. Spermogonien und Pykniden fehlen.



Fig. 317. *A—F* Gnomonia erythrostoma. *A* Durchschnitt durch ein Perithecium in einem todten Kirschenblatte, dessen Unterseite bei *u*, dessen Oberseite bei *o* liegt, der Hals des Peritheciums mit dem Mündungskanal ragt aus dem Blatte hervor, aus dem Grunde der Peritheciumhöhle entspringen Sporenschläuche in verschiedenen Entwickelungsstadien; 260fach vergrößert. — *B* ein reifer Ascus mit acht Sporen, am Scheitel mit verdickter Wandstelle; 660fach vergrößert. — *C* Durchschnitt durch ein Spermogonium in einem noch lebenden Kirschenblatte im Sommer, Spermatien aus seiner Mündung nach außen stoßend; *o* Epidermis der Oberseite, *u* diejenige der Unterseite, *sp* Palissadenzellen, *sm* Schwammparenchym des Blattes, 260fach vergrößert. — *D* zwei der spermatienabschnürenden Zellen aus dem Innern eines Spermogoniums, 660fach vergrößert. — *E* einige Spermatien, 660fach vergrößert. — *F* ein Stück der Blattunterseite in der Oberflächenansicht, um die rings um ein Spermogonium *s* aus Spaltöffnungen hervorragenden Trichogynen des Pilzes zu zeigen, *n* Epidermis über einem Blattnerven. — *G* ein Trichogyn *t* von Polystigma rubrum, durch die Spaltöffnung *s s* der Epidermis *e* herausragend, an der Spitze mit einem Spermatium verwachsen; unter dem Trichogyn befindet sich die Anlage eines künftigen Peritheciums; 350fach vergrößert.

7. Familie. Chromopyrenomycetes. Mycelium meist saprophyt in todter Rinde (Nectria etc.), auf größern Schwämmen (Hypocrea, Hypomyces), in todten

Insecten Cordyceps, nur bei Epichloe parasitisch in lebenden Gramineenhalmen; alle bilden ein oberflächliches hellfarbiges Stroma mit lebhaft rothen oder hellgelben Perithecien. Das Stroma überzieht mehr oder weniger lagerförmig das Substrat und trägt die Perithecien eingesenkt oder (bei Nectria und Epichloe) freisitzend; bei Cordyceps hat es die Form einer Keule, welche die eingesenkten Perithecien in einer peripherischen Schicht trägt. Auch hier werden oft Conidien gebildet, die der Perithecienbildung vorausgehen; Spermogonien und Pykniden scheinen zu fehlen.

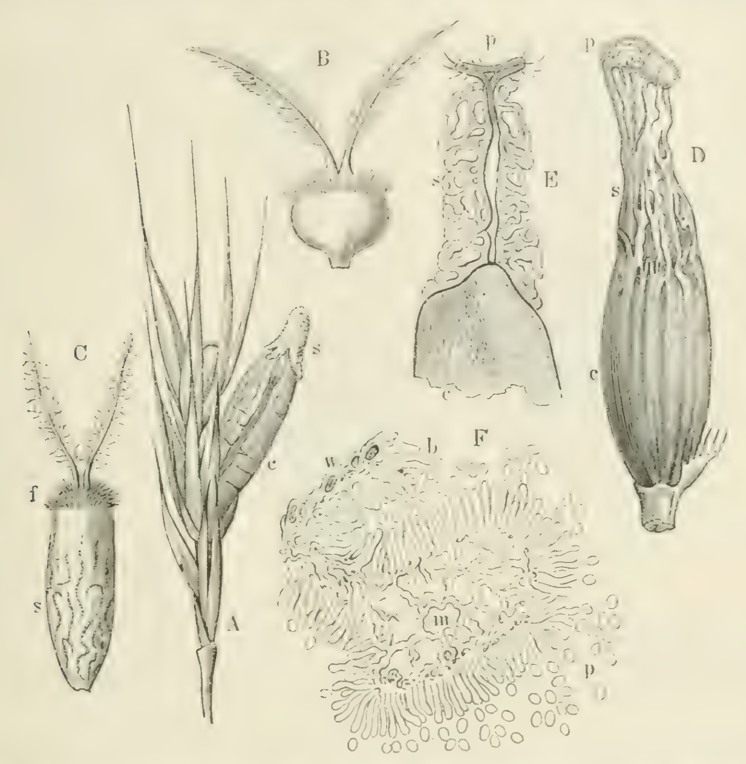


Fig. 348. Claviceps purpurea. *A* Roggenähre mit einem Sclerotium (Mutterkorn) *c*, auf dessen Spitze die vertrocknete Sphacelia *s* sitzt. Anfangs sieht der verpilzte Fruchtknoten im Vergleich zu dem gesunden *B* so aus wie *C*, schwach vergrößert, wo nur *f* den eigentlichen nun einschrumpfenden Fruchtknoten darstellt, indem der untere Theil *s* einen hellen, an der Oberfläche gefurchten, überall conidienbildenden Pilzkörper, die Sphacelia darstellt. Ein kleines Stück der Oberfläche des letzteren ist bei *F* stark vergrößert, es zeigt das lockere Innengeflecht *m* und das aus sporenabschnürenden Zellen bestehende Hymenium *b* mit zahlreichen abgefallenen Conidien *p*. — *D* späterer Entwickelungszustand, wo die Sphacelia *s* in ihrem untern Theile das dunkelgefärbte harte Sclerotium *c* zu bilden beginnt. — *E* Längsschnitt durch *D*, die gefurchte Beschaffenheit der Sphacelia und den Rest des Fruchtknotens *p* zeigend. *D—F* nach Tulasne.

8. Familie. Sclerotioblastae. Eine abgesonderte Stellung nimmt die Gattung Claviceps, der Pilz des Mutterkornes, ein, weil seine Ascosporenfrüchte aus einem den Ueberwinterungszustand darstellenden echten Sclerotium entstehen (Analogon von Sclerotinia der Discomyceten). Mycelium parasitisch im basalen Theile des Fruchtknotens der Blüthen vom Roggen und verwandter Gramineen, unter Verkümmerung des Fruchtknotens zu einem hellen, weichen, länglichen Stroma sich entwickelnd, dessen ganze gefurchte Oberfläche von einem conidienbildenden Hymenium überzogen ist, welches aus dicht beisammenstehenden radial gestellten Basidien besteht (Fig. 348). Die zahllosen Conidien quellen, in eine zuckerhaltige Flüssigkeit

eingebettet (Honigthau), zwischen den Spelzen hervor; sie sind sofort keimfähig und erzeugen in andere Blüthen gelangend nach Kühn den Pilz in kurzer Zeit wieder. In diesem Zustande wurde der Pilz früher für eine eigene Gattung gehalten und Sphacelia genannt. Mit dem Erlöschen der Conidienbildung wandelt sich der untere Theil der Sphacelia, indem hier ein weiteres Wachsthum eingeleitet wird und die Hyphen dichter und fester sich verflechten, in das Sclerotium, das sog. Mutterkorn, um, welches einen oft Zolllänge erreichenden, harten hornförmigen Körper mit schwarzvioletter Hautschicht darstellt, auf dessen Spitze anfangs noch die vertrocknete Sphacelia wie eine kleine Kappe aufsitzt. Das reife Sclerotium bleibt bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe; dann aber keimt es, wenn es in feuchtem Boden liegt. Die Fruchtträger entstehen unter der Haut, indem sich aus den Markhyphen zahlreiche dichtgedrängte Zweige bilden; das Bündel durchbricht die Haut und wächst zu einem röthlich-violetten Fruchtträger (Stroma) heran, der aus einem langen Stiel und einem kugeligen Köpfchen besteht (Fig. 349). Letzteres enthält in einer peripherischen Schicht zahlreiche flaschenförmige, nach außen durch einen Kanal geöffnete Hohlungen, die Perithecien. Diese werden von ihrem Grunde aus mit vielen Sporenschläuchen erfüllt, in deren jedem mehrere dünne fadenförmige Sporen erzeugt werden. Wenn letztere in die jungen Blüthen des Roggens gelangen, so entsteht aus ihnen nach Kühn wieder die Sphacelia.

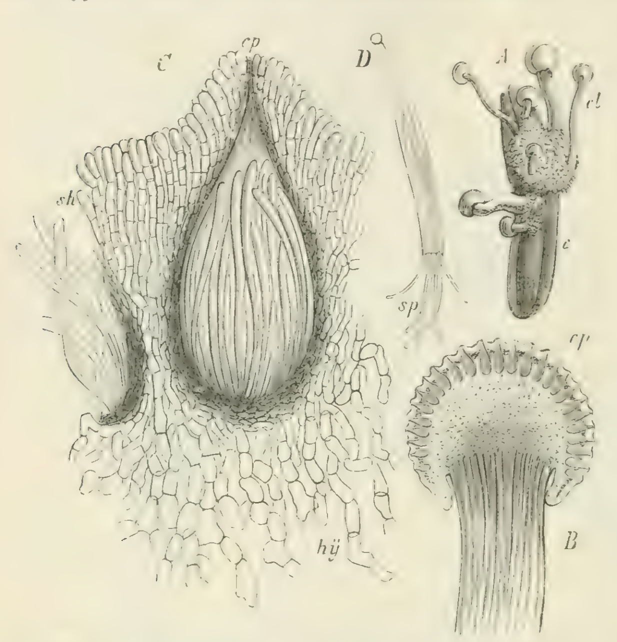


Fig. 349. Claviceps purpurea. *A* ein Fruchtträger *cl* bildendes Sclerotium; *B* oberer Theil eines Fruchtträgers im Längsschnitt, *cp* die Perithecien; *C* ein Perithecium mit Umgebung, stark vergrößert, bei *cp* seine Mündung, *hy* Hyphen des Fruchtträgers, *sh* dessen Hautschicht; *D* ein Ascus zerrissen, die fadenförmigen Sporen entlassend. Nach Tulasne.

Literatur. Tulasne, Selecta fungorum carpologia. Paris 1860—1865. — de Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Frankfurt 1870. — de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig 1884. — Fuisting, Botanische Zeitg. 1868. pag. 179. — Tulasne, Ann. des sc. nat. XX. pag. 5. — Kühn, Krankheiten der Kulturgewächse. Berlin 1859. — Mittheil. d. landw. Instituts in Halle. I. 1863. — de Bary, Zur Kenntniss insektentödtender Pilze. Botan. Zeitg. 1867. Nr. 1—3, und 1869. Nr. 36 u. 37. — Peyritsch, Beiträge zur Kenntniss der Laboulbenien. Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss. 1871, 1873, 1875. — Gilkinet, Recherches sur les Pyrenomycetes. Bull. de l'acad. Belgique 1874. — E. Chr. Hansen, Fungi fimicoli. Kopenhagen 1876. — van Tieghem, Développement du fruit des Chaetomium. Compt. rend. December 1875. — Winter, Die deutschen Sordarien. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle XIII. — Niessl, Verhandl. des naturf. Ver. Brünn X. — Bauke, Beiträge zur Kenntniss der Pykniden, Nova Acta Acad. Leop. Carol. XXXVIII. 1876, und Botanische Zeitg. 1877. pag. 313. — Zopf, Zur Entwickelungs-

gesch. der Ascomyceten. Chaetomium. Nova Acta Acad. Leop. Carol. XXXXII. 1881. — Sorauer, in Monatsschr. des Vereins zur Beförd. des Gartenbaues in d. kgl. preuß. Staaten. Januar 1878. — Frank, Ueber einige Schmarotzerpilze, welche Blattfleckenkrankheiten verursachen. Botanische Zeitg. 1878. Nr. 40. — Ueber einige neue und weniger bekannte Pflanzenkrankheiten. Landwirthsch. Jahrbücher XII. pag. 511. — Die jetzt herrschende Krankheit der Süßkirschen im Altenlande. Daselbst 1887. — Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten. I. 1891. 1. pag. 17. — Fisch, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Ascomyceten. Botan. Zeitg. 1882. Nr. 49. — Eidam, Ueber Pykniden. Botan. Zeitg. 1877. — Entwickelung der Ascomyceten. Cohn's Beitr. z. Biologie. III. 1883. — Brefeld, Schimmelpilze. Heft IV. — v. Tavel, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte d. Pyrenomyceten. Botan. Zeitg. 1886. No. 49. — Oltmanns Entwickelung der Perithecien von Chaetomium. Botan. Zeitg. 1887. — Zukal, Entwickelungsgeschichtliche Untersuch. aus d. Geb. d. Ascomyceten. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1889. pag. 522. und Denkschr. der Wiener Akad. 1885.

Anhang. Die flechtenbildenden Pyrenomyceten, Angiocarpe oder pyrenocarpe Flechten (Pyrenolichenes, Lichenes pyrenocarpi). Hierher gehört eine Anzahl von Flechten (S. 107), die von den Discolichenen nur darin abweichen, dass ihre Ascosporenfrüchte keine Apothecien sind, sondern mit den Perithecien der Pyrenomyceten übereinstimmen; dieselben sind mit ihrem schwarzen Gehäuse dem Thallus eingesenkt, nur ihr Mündungskanal liegt an der Oberfläche desselben. In der Form des Thallus treten hier alle die bereits oben S. 131 beschriebenen Typen wiederum auf. Es finden sich Flechten mit homöomerem Thallus, wozu die S. 133 abgebildete Ephebe gehört, und solche mit heteromeren; der letztere ist bald krustenförmig, wie bei Verrucaria und Pyrenula (wo Trentepohlia-Gonidien vorhanden sind), bald laubartig (Endocarpon), bald strauchartig (Sphaerophorus).

5. Unterreihe. Cleistocarpi oder Perisporiales. Fruchtkörper mit vollständig geschlossener Hülle ohne natürliche Oeffnung, kapsel- oder knollenförmig. Die Sporen werden dadurch in Freiheit gesetzt, dass die Fruchtgehäuse zuletzt verwittern oder dass die Früchte von Thieren verzehrt werden, wobei die Sporen allein unverdaut den Darmkanal verlassen.

1. Familie. Erysiphaceae, Mehlthaupilze. Mycelium parasitisch auf grünen Phanerogamenblättern, epiphyt (I., S. 554), jedoch mit Haustorien in die Epidermiszellen eindringend. Die Mycelien vermehren sich durch Conidienbildung; zahlreiche zerstreut stehende aufrechte kurze Zweige der Mycelhyphen schnüren an ihrer Spitze je eine Conidie oder kettenförmig deren mehrere ab (Fig. 350 *I*); diese keimen sogleich mittelst Keimschlauches, aus welchem ein neues Mycelium entsteht. Nach den Conidienträgern folgen auf demselben Mycelium die Fruchtkörper: kleine, kugelrunde, schwarzbraune, völlig geschlossene Kapseln (Fig. 350 *II*), deren dünne zellige Wand außenseits Fäden von mannigfaltiger oft zierlicher Form trägt, die entweder frei abstehen oder gegen das Substrat gerichtet sind. Das Innere ist entweder von einem einzigen Ascus oder von mehreren, die aus dem Grunde der Fruchthöhle entspringen, ausgefüllt. Die ovalen Asci enthalten zwei, vier bis sechs oder acht Sporen. Letztere gelangen meist erst im kommenden Frühling zur Keimung oder werden überhaupt erst in dieser Zeit reif. Bei der Fruchtbildung sind nach de Bary folgende Vorgänge, denen er einen sexuellen Charakter beilegte, zu beobachten. An Stellen, wo sich Mycelfäden kreuzen, entstehen als kleine Seitenzweige die Archicarpien und Antheridienzweige in Berührung mit einander (Fig. 350 *III*); der zum Archicarp werdende nimmt ovale Gestalt an und grenzt sich durch eine Querwand ab; der Antheridienzweig *p* krümmt sich über den Scheitel des Archicarps und bekommt dort auch eine Querwand. Darauf sprossen sowohl unter der Basalwand des Archicarps als auch aus dem Antheridienzweig Fäden hervor, welche das Archicarp umwachsen und, indem sie durch Quertheilungen mehrzellig werden und dicht zusammenschließen, die Fruchthülle erzeugen. Wo sich nur ein Ascus in der Fruchthöhle entwickelt, theilt sich das einzellige Archicarp durch eine Querwand in zwei Zellen, deren obere unmittelbar zum Ascus wird (Fig. 350 *V*). Bei den Gattungen mit

mehreren Ascis bildet das Archicarp in der Hülle einen dicken langeren gekrümmten Faden, der durch mehrere Querwände in Gliederzellen getheilt wird, von denen kurze seitliche Zweige auswachsen, welche sich zu den Ascis entwickeln.

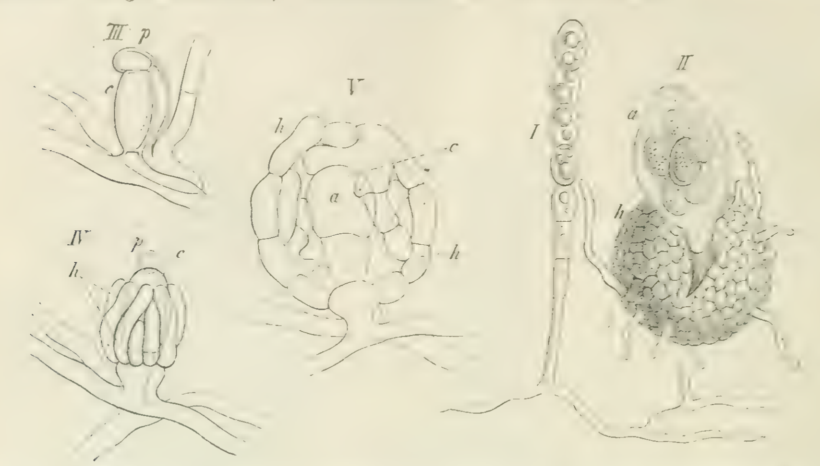


Fig. 350. *I* Conidienträger, *II* reifes aufgedrücktes Perithecium mit dem Ascus von Sphaerotheca (Erysiphe) pannosa. Nach Tulasne. — *III* Archicarp *c* und Antheridium *p*; *IV* dieselben nach der Befruchtung, *V* junges Perithecium von Podosphaera Castagnei, wo die Fruchthülle *h* und aus dem Archicarp *c* der einzige Ascus *a* sich zu bilden beginnen. Nach de Bary.

Literatur. Tulasne, Selecta fungorum carpologia, I. Paris 1868. und Ann. des sc. nat. 4. sér. T. I. — de Bary und Woronin, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze. III. Frankfurt a. M. 1870. — R. Wolff, Botan. Zeitg. 1874. pag. 183.

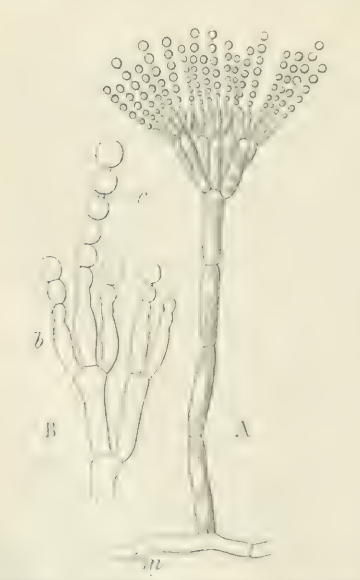


Fig. 351. Penicillium glaucum. *A* ein Conidienträger, von dem Mycelium *m* entspringend. *B* einige Zweige eines solchen mit den Basidien *b*, auf deren Scheitel die Sporenkette *c* in basipetaler Folge abgeschnürt werden, stärker vergrößert.

2. Familie. Perisporiaceae. Mycelium meist saprophyt, ebenfalls mit Conidienträgern, die je nach Gattungen sehr mannigfach sind und zum Theil die gewöhnlichsten Schimmelpilze darstellen, welche die verschiedenartigsten zersetzungsfähigen todten organischen Körper bewohnen. Hierher gehören namentlich die als Aspergillus und als Penicillium bezeichneten Schimmelpilze. Bei jenem sind die conidientragenden Hyphen unverzweigt und oben kugelig angeschwollen (Fig. 352 *A*, S. 147,; aus der oberen Hälfte der Kugel sprossen dicht gedrängt zapfenförmige Ausstülpungen, die Sterigmen, hervor, deren jedes eine lange Kette von Conidien erzeugt. Die Conidienträger von Penicillium sind nach oben pinselförmig verzweigt und tragen an den Zweigenden lange Ketten von Conidien (Fig. 351). Nur selten, und gewöhnlich nur unter gewissen Bedingungen bilden diese Schimmelpilze auch Ascosporenfrüchte. Die von Aspergillus stellen die Gattung Eurotium vor. Nach de Bary sind bei der Entwickelung dieser Früchte wiederum Sexualorgane betheiligt. Bei Eurotium (Fig. 352) beschreibt ein Mycelzweig korkzieherartige Windungen, die mehr und mehr zu einer

hohlen Schraube zusammenrücken, die von de Bary als **Archicarp** gedeutet wird; aus der unteren Windung sprossen dünne Zweige hervor, von denen einer bis zur oberen Windung hinaufwächst und mit ihr in Copulation tritt; dieser wird für den Antheridienzweig angesehen. Es sprossen dann noch weitere ähnliche Fäden vom Grunde der Schraube aus und umhüllen diese endlich ganz (Fig. 352 *C* und *D*). Während die Hüllschicht durch weiteres Wachsthum ihren Umfang vergrößert, wachsen ihre Zellen auch nach innen aus und erzeugen ein aus zahlreichen Zellen bestehendes Pseudoparenchym, welches als Füllgewebe den Raum zwischen der Hüllschicht und den Windungen der Schraube ausfüllt (*E* und *F*). Das Archicarp hat sich inzwischen durch viele Querwände gegliedert; aus den Gliederzellen

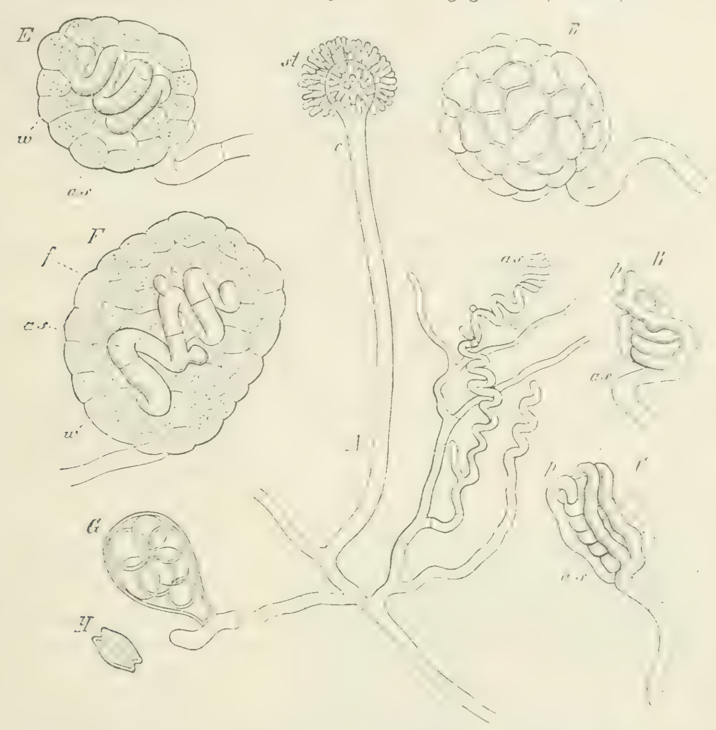


Fig. 352. Eurotium repens. *A* kleiner Theil eines Myceliums mit dem Conidienträger (Aspergillus glaucus) *c* und jungen Archicarpien *as*. *B* das schraubige Archicarp *as* mit dem Antheridium *p*. *C* dasselbe mit beginnender Umwachsung durch die Fäden, aus denen die Peritheciumwand entsteht. *D* ein Perithecium, von außen gesehen. *E* und *F* junge Perithecien, im optischen Längsschnitt; *w* Wandungszellen, *f* Füllgewebe, *as* das Archicarp. *G* ein Ascus. *H* eine Ascospore. Nach de Bary.

wachsen Zweige hervor, die sich verästelnd zwischen die Zellen des Füllgewebes überall eindrängen; es sind die ascogenen Fäden, denn ihre letzten Verzweigungen werden zu den achtsporigen Ascis; im reifen Fruchtkörper ist das Füllgewebe durch die Sporenschläuche verdrängt. Durch eine von den Zellen der Hüllschicht ausgeschiedene harzartige Substanz nimmt der etwa sandkorngroße reife Fruchtkörper eine schwefelgelbe Farbe an; die Sporenschläuche lösen sich auf und durch Vertrocknen und Zerfallen der Wandschicht werden die Sporen frei. Das aus den Ascosporen erwachsene Mycelium erzeugt wieder Conidienträger und Ascosporenfrüchte. — Das Mycelium von Penicillum bildet nur bei Ausschluss von Luft und Licht, also nicht unter gewöhnlichen Umständen, Früchte. Bei der Entwickelung derselben hat Brefeld Bildungen beobachtet, die in allen wesentlichen Momenten mit den eben beschriebenen von Eurotium übereinstimmen und Anfangs von diesem

Forscher auch für Sexualorgane gedeutet wurden. Es entstehen daraus Körperchen von Größe und Farbe eines kleinen gelblichen Stecknadelkopfes; es sind Sclerotien, die eine Ruhezeit hindurch trocken aufbewahrt werden können, ohne ihre Keimkraft zu verlieren; auf feuchte Unterlagen gelegt beginnen die schon im Ruhezustande vorhandenen ascogenen Hyphen Zweige zu treiben, von denen die dickeren sich weiter verzweigen: diese Seitenzweige werden ihrer ganzen Ausdehnung nach zu einer Kette von Sporenschläuchen, jeder mit acht Sporen. Später wird alles innere Gewebe nebst den Ascis aufgelöst und die Sporen bleiben allein von der Hülle umgeben zurück. Aus den Ascosporen geht wieder ein gewöhnliches Penicillium-Conidienträger entwickelndes Mycelium hervor.

Die den sogenannten Rußthau auf Blättern und Zweigen von Holzpflanzen darstellenden Formen von Fumago haben eine reiche Pleomorphie der Fructificationsorgane, die alle auf demselben Mycelium nacheinander oder zusammen auftreten; außer verschiedenartigen Chlamydosporen (S. 105), die aus Gliederzellen der Mycelfäden entstehen, Conidienträger, Pykniden, Spermogonien und Ascosporenfrüchte. Letztere sind längliche Kapseln, deren dünne Wand leicht zerbröckelt und dadurch die Ascosporen befreit. Nach Zopf kommen hier sogar verschiedene Pyknidenformen vor: einmal die gewöhnlichen, welche analog wie Ascosporenfrüchte durch Gewebebildung entstehen, und zweitens solche, welche durch Hyphenverflechtung entstehen und daher Uebergänge zwischen Conidienträgern und Pykniden bilden, indem nämlich Bündel von Hyphen, welche Conidien tragen, durch Umwachsung mit anderen Hyphen sich zu geschlossenen Pykniden umwandeln.

Literatur. de Bary und Woronin, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze. III. Frankfurt a. M. 1870. — Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze. Leipzig 1872—74. — van Tieghem, Bulletin de la soc. bot. de France 1877. — Wilhelm, Beitr. z. Kenntniss d. Pilzgattung Aspergillus. Berlin 1877. — Eidam, Entwickelung der Ascomyceten. Cohn's Beitr. zur Biologie III. Heft 3. — Löw, Zur Entwickelungsgesch. v. Penicillium. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. — Zukal, Sitzungsber. d. Wiener Akad. November 1887 u. Mai 1889. — Zopf, Conidienfrüchte von Fumago. Nova acta acad. Leop. Carol. XL. Nr. 7.

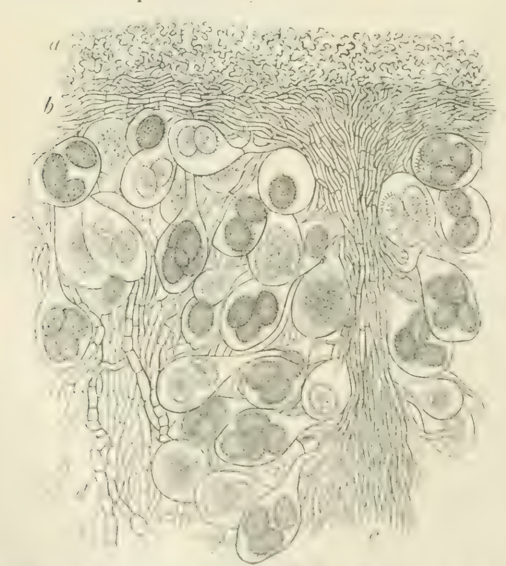


Fig. 353. Tuber rufum. Stück eines Durchschnittes durch die Frucht; *a* Peridie, *b* deren Innenschicht, die nach innen zu in Gewebeplatten *c* sich fortsetzt, von welchen aus sowohl die die Asci tragenden als auch sterile Hyphen *d* in den Innenraum der Kammern hineinwachsen. Nach Tulasne.

3. Familie. Tuberaceae, Trüffelpilze. Ascosporenfrüchte unterirdisch, ziemlich groß, knollenförmig, ganz geschlossen. Das Mycelium breitet sich im Waldboden aus und lebt zugleich symbiotisch mit den Wurzeln der Bäume, indem es Mykorhizen bildet (I., S. 260). Die Fruchtkörper sitzen entweder dem Mycelium mit einer deutlichen Basalportion auf (Terfezia, Delastria) oder sind in der Jugend von demselben umhüllt (Elaphomyces, Tuber), während zur Reifezeit das Mycel mehr oder weniger verschwunden ist und der knollenförmige Fruchtkörper dann frei im Boden liegt. Dieser besitzt eine feste, dichte, aus Pseudoparenchym bestehende Rinde, Peridie genannt. Das Innere

besteht aus vielfach gewundenen Kammern, die von den dicken dunklen Hymenialschichten bedeckt und durch sterile, Luft zwischen den Hyphen enthaltende, daher bei auffallendem Lichte weiß erscheinende Partien getrennt sind. Die dunkle Färbung rührt von den zahlreichen Sporen her; diese entstehen in den großen fast kugelförmigen Ascis ungleichzeitig, meist zu vier, oft aber auch weniger, und sind von einem mit Stacheln oder netzartig verbundenen Leisten besetzten Exosporium umgeben (Fig. 353, S. 148). In den jungen Fruchtkörpern lassen sich im Gewebe der Kammerwände dickere verzweigte Hyphen erkennen, aus denen die Asci entspringen und die daher als ascogene Hyphen zu deuten sind. Die Sporen werden nicht von selbst aus dem Innern der Fruchtkörper befreit, weil diese unterirdisch und geschlossen bleiben und schließlich verfaulen; sie werden jedoch in der Regel durch Vermittelung von Thieren verbreitet, indem Wildschweine, Hirsche etc., denen sich die Trüffeln durch ihren starken Geruch verrathen (Trüffeljagd mit Hunden), diesen Pilzen nachstellen; alle Theile der Trüffel bis auf die Sporen werden verdaut; die letzteren, durch das kräftige Exosporium geschützt, finden sich unversehrt in den Excrementen. Die Sporen zur Keimung zu bringen ist jedoch weder Rees mit Elaphomyces, noch mir mit Tuber aestivum, auch nicht nachdem sie den thierischen Darmkanal passirt hatten, gelungen. Conidienbildung fehlt oder ist wenigstens nicht bekannt.

Literatur. Vittadini, Monographie der Tuberaceen. Mailand 1831. — Tulasne, Fungi hypogaei. Paris 1851. — Hofmeister, Entwickelung der Sporen des Tuber aestivum. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. II. pag. 378. — Chatin, La Truffe. Paris 1869. — Boudier, Du parasitisme probable de quelques espèces du genre Elaphomyces etc. Bulletin de la soc. bot. de France. 1876. pag. 115. — Rees, Ueber den Parasitismus von Elaphomyces. Botan. Zeitg. 1880. pag. 730. — Untersuchungen etc. über die Hirschtrüffel. Bibliotheca botanica. Heft 7. 1887. — Planchon, La Truffe. Paris 1875. — Ferry de la Bellone, La Truffe. Paris 1888. — Mattirolo, Sul parasitismo dei tartufi. Malpighia I. 1887.

§. 134. 2. Unterklasse. **Basidiomycetes.** Hier sind wie unter den Ascomyceten überaus mannigfaltige Pilzformen vereinigt, von kleinen meist parasitischen Pilzen an bis zu den größten und vollkommensten saprophyt auf der Erde etc. wachsenden Schwämmen. Das sie alle verbindende Merkmal ist ihre Sporenbildung in Form von Conidien, welche an bestimmt gestalteten Trägern, den sogenannten Basidien, abgeschnürt werden, weshalb man die Conidien hier auch als Basidiosporen bezeichnet. Unter Basidien versteht man kurz cylindrische oder keulenförmige Zellen, die am oberen Ende meist ein bis vier feine Zweiglein, die sogenannten Sterigmen treiben, deren jedes an der Spitze eine sich abgliedernde Spore bildet. Die meisten Basidiomyceten besitzen nur die eigentlichen Basidiosporen, manche außerdem noch andere conidientragende Früchte. Im letzteren Falle besteht oft ein regelmäßiger Generationswechsel. Die Sexualität scheint hier noch weiter reducirt zu sein, als bei den Ascomyceten, wiewohl auch hier entsprechende Organe noch mehrfach bekannt sind.

1. Reihe. **Protobasidiomycetes.** Die Basidien sind in der Quer- oder in der Längsrichtung getheilt, und jede Theilzelle bildet ein Sterigma mit einer Basidiospore (Fig. 355—357, S. 151—155).

1. Familie. Uredinaceae (Aecidiomycetes, Aecidiaceae), Rostpilze. Parasiten auf lebenden Pflanzen. Das reich entwickelte Mycelium besteht aus vielverzweigten, septirten Fäden, welche intercellular wachsen, und ist meist auf eng

umschriebene Stellen der Nährpflanze, besonders deren Blätter localisirt oder aber durchzieht auch ganze Triebe der Pflanze z. B. Aecidium Euphorbiae auf Wolfsmilcharten, Puccinia suaveolens auf Cirsium arvense, Calyptospora Göppertiana auf der Preißelbeere, Aecidium elatinum auf der Tanne, in diesem Falle in ausdauernden Pflanzentheilen bisweilen lange Zeit perennirend.

Bei den Rostpilzen bildet das parasitische Mycelium auf der Nährpflanze wenigstens eine Art von Sporen, die also bei allen vorkommen und den Namen Teleutosporen führen. Auf diese ist daher auch die systematische Eintheilung dieser Familie begründet; ihre verschiedenen Formen sind in der unten folgenden Uebersicht beschrieben. Die Teleutosporen werden in großer Anzahl beisammen, meist in Form kleiner, an der Oberfläche des Pflanzentheiles erscheinender Lager gebildet, nämlich entweder unter der Epidermis oder innerhalb der Epidermiszellen. Ihrer ganzen Bildung nach sind sie als Chlamydosporen zu betrachten, da sie einfache oder getheilte und in diesem Falle verschiedenartig verbundene Zellen darstellen, die sich unmittelbar aus Mycelfäden entwickeln. Diese haben hier nun allgemein den Charakter von Dauer- oder Wintersporen: sie besitzen eine derbe, meist braune bis schwarzbraune sehr widerstandsfähige Haut und überdauern, auf den todten Pflanzentheilen sitzen bleibend, den Winter; sie keimen erst im Frühjahr. Das für die Uredinaceen charakteristischste Merkmal liegt nun darin, dass die Basidien nicht von dem Myceliumpilze, sondern erst von diesen Teleutosporen erzeugt werden und zwar als das unmittelbare Keimungsproduct derselben. Es ist dies dasjenige Gebilde, was schon seit langem Promycelium genannt wird; meist aus einer vorgebildeten Stelle in der Haut der Teleutosporen, dem Keimporus, wird ein kurzer, septirter Schlauch getrieben, dessen Endglieder dünne Sterigmenzweige tragen, welche die sogenannten Sporidien abschnüren (Fig. 355 A, B u. 356, S. 153).

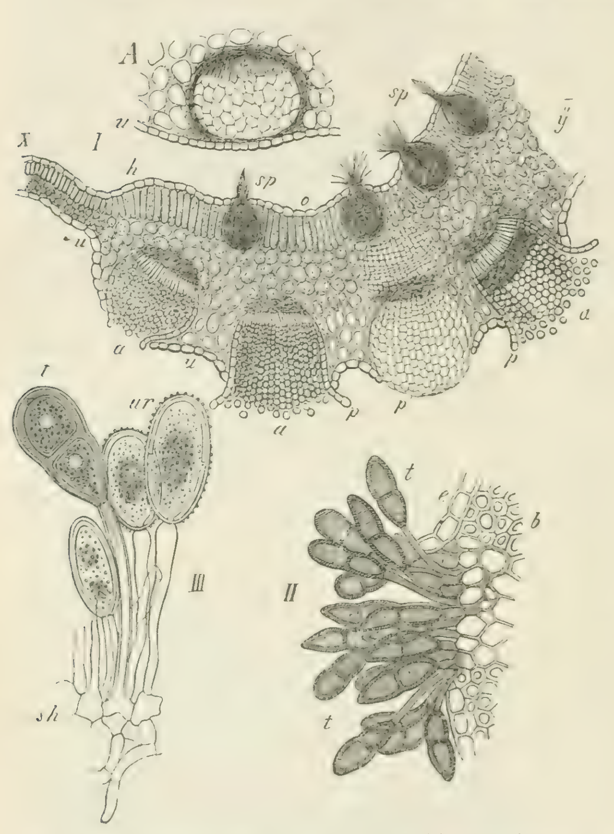


Fig. 354. Puccinia graminis. *A* Stück eines Blattquerschnittes von Berberis vulgaris mit einer jungen Aecidiumfrucht (Aecidium Berberidis); *I* dasselbe mit einer Gesellschaft von reifen Aecidiumfrüchten *a*, *p* deren Peridium, und den Spermogonien *sp*; *o* Oberseite, *u* Unterseite des Blattes; der von dem Pilze occupirte Theil des Blattes *y* ist monströs verdickt, bei *x* die natürliche Dicke des Blattes. *II* Teleutosporenlager auf einem Blatte von Triticum repens, *e* dessen zerrissene Epidermis, *b* die subepidermalen Sclerenchymfasern, *t* Teleutosporen. *III* Theil eines Uredosporen-Lagers mit Uredosporen *ur* und einer Teleutospore *t*, *sh* subhymeniale Hyphen. *A* und *I* nach SACHS, *II* und *III* nach DE BARY.

Das Promycelium mit den Sporidien ist also die Basidie mit den Basidiosporen der Uredinaceen.

Aus den Sporidien, die gleich nach der Reife keimfähig sind, entwickelt sich nun bei allen Uredinaceen im Frühlinge der parasitische Pilz auf der Nährpflanze von neuem. Es giebt nun eine Anzahl Rostpilze, bei denen nur Teleutosporen vorhanden sind und wo der Entwickelungsgang also ganz vereinfacht ist; so bei Puccinia Malvacearum, P. Caryophyllearum, Chrysomyxa abietis u. a.

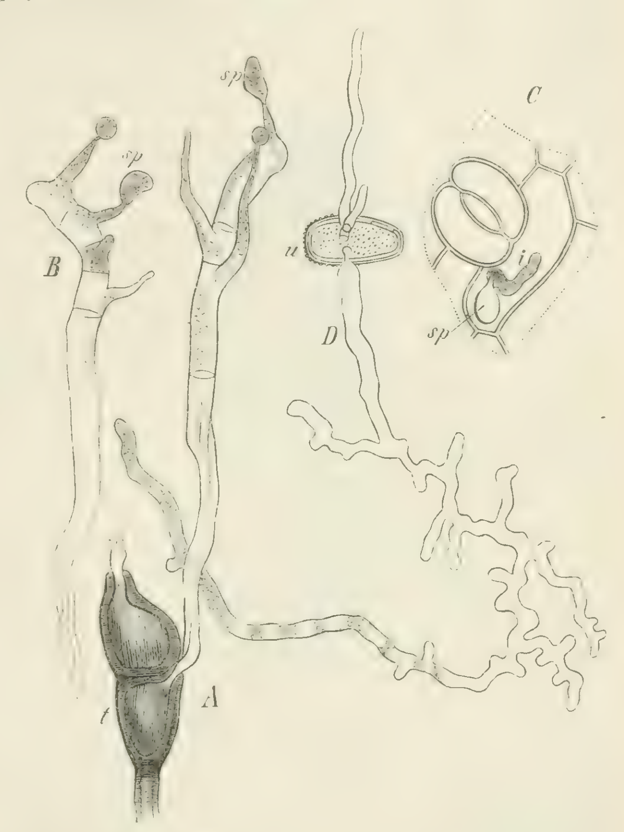


Fig. 355. Puccinia graminis. *A* keimende Teleutospore *t*, deren Promycelium die Sporidien *sp* bildet. *B* ein Promycelium. Nach TULASNE. *C* ein Stück Epidermis der unteren Blattseite von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie *sp*; *i* der in die Epidermiszelle eingedrungene Keimschlauch derselben. *D* eine keimende Uredospore, 11 Stunden nach der Aussaat. Nach DE BARY.

Bei den meisten Uredinaceen bringt jedoch der parasitische Myceliumpilz noch andere Sporenarten hervor, welche in regelmäßiger Succession mit den Teleutosporen abwechseln und daher einen Generationswechsel bedingen. Erstens geht den Teleutosporen auf demselben Mycelium oft eine Fructification von sogenannten Uredosporen oder Sommersporen voraus: kleine aus der Epidermis hervorbrechende Häufchen von einfachen, runden oder länglichen, auf kurzen Myceliumzweigen sich abschnürenden und sofort abfallenden rothgelben Sporen mit farbloser Membran, aber einem rothen Fettfarbstoff in Oeltröpfchenform im Protoplasma (Fig. 354 *III*, S. 150). Diese sind sofort keimfähig und erzeugen immer dieselbe Pilzform an der nämlichen Nährspecies; sie sind also eine Conidienform, durch welche das Mycelium während der Vegetationsperiode sich vielfach regenerirt.

Bei sehr vielen Uredinaceen ist außerdem noch eine Fructification in den Entwicklungsgang eingeschaltet: das sogenannte Aecidium. Wo dasselbe auftritt, erscheint es als die erste Generation, welche im Frühjahre von den Sporidien erzeugt wird. Das Aecidium ist ohne Zweifel die vollkommenste Frucht der Uredinaceen, denn es besteht im reifen Zustande aus einer becherförmigen Hülle (Peridie) und einem den Grund des Bechers einnehmenden Hymenium, in welchem auf dicht beisammenstehenden kurz cylindrischen Zellen Sporen von runder Gestalt und roth-

gefärbtem Inhalt reihenweise abgeschnürt werden (Fig. 354 *I*, S. 150). Die Sporenabschnürung geschieht basipetal, die unterste Spore ist die jüngste; die Ablösung der Sporen wird durch eigenthümliche Zwischenzellen vermittelt, welche zwischen den Sporen einer Kette sich befinden und durch ihr späteres Absterben und ihre Auflösung die Sporen isoliren; jede Zwischenzelle entsteht durch Abgrenzung des unteren Theiles der jungen Spore durch eine Querwand und bleibt entweder sehr kurz oder verlängert sich. Diese kleinen Becherchen werden von demselben Mycelium zu vielen in kleinen Gesellschaften beisammenstehend gebildet und brechen nach außen hervor. Sie entstehen unter der Epidermis als ein knolliger, parenchymähnlicher Körper, der von feinen Mycelfäden umhüllt ist (Fig. 354 *A*, S. 150); später zeigt die hervorgebrochene Frucht die Peridie als einen die Sporen ausschüttenden offenen Becher, dessen Wandung aus einer Schicht polyedrischer Zellen besteht, die gleich den Sporen reihenweise geordnet und an der Basis des Bechers von Hyphenzweigen ebenfalls fortgebildet werden. Es giebt auch Aecidienformen, wo die Peridienwand in faser- oder gitterförmige Fäden zertheilt ist, wie bei den als Roestelia bezeichneten Formen. Bei den Phragmidien sind die Aecidien ohne Peridie und von flacher, unregelmäßig peripherisch sich ausbreitender Form. Alle Aecidien werden constant von Spermogonien begleitet, in denen massenhaft Spermatien erzeugt werden, Organe, die in jeder Beziehung den gleichnamigen der Ascomyceten entsprechen (Fig. 354 *I*). Die Spermogonien erscheinen stets früher als die Aecidien; aus diesem Grunde und nach Analogie der Ascomyceten sind sie daher mit großer Wahrscheinlichkeit als männliche Befruchtungsorgane und die Aecidien als das Product einer Befruchtung zu betrachten. Freilich sind die entsprechenden Befruchtungsvorgänge hier nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Auch ist die Sexualität schon bei vielen Uredinaceen erloschen, indem viele die Aecidiengeneration ganz verloren haben und sich also beständig nur noch ungeschlechtlich fortpflanzen. Es weisen also die Uredinaceen die letzten Reste von Sexualorganen und sexuellen Früchten unter den Basidiomyceten auf; denn bei keiner der folgenden Familien finden sich mehr Spermogonien und äcidienähnliche Früchte. Die Aecidiosporen der Rostpilze auch als Chlamydosporen zu betrachten ist daher wohl nicht passend; die hohe morphologische Entwickelung der Aecidien und Vergesellschaftung mit Spermogonien deuten auf den Charakter einer höheren Fruchtbildung und auf die Analogie mit den Ascoporenfrüchten der Ascomyceten. Unverkennbar ist in der That die große Aehnlichkeit und Analogie zwischen einer Gesellschaft von Aecidien und einer solchen von Perithecien bei Polystigma oder Gnomonia mit ihren beiderseitigen Spermogonien. Die Aecidiosporen sind in der Regel sogleich nach der Reife keimfähig; ihre Keimschläuche dringen wieder in eine Nährpflanze ein und erzeugen hier abermals ein parasitisches Mycelium, welches aber keine Aecidien, sondern die zweite Generation, nämlich die Teleutosporen, eventuell mit den Vorläufern derselben, den Uredosporen, hervorbringt. Diese Thatsache und somit der Generationswechsel der Uredinaceen ist zuerst von de Bary an den den Getreiderost bildenden Puccinia-Arten, später von anderen Forschern an manchen anderen Rostpilzen nachgewiesen worden.

Ebenfalls durch de Bary ist zuerst bekannt geworden, dass die Rostpilze hinsichtlich des Auftretens ihrer Aecidiumgeneration ein doppeltes Verhalten zeigen. Entweder entsteht diese auf der nämlichen Nährpflanzenspecies, welche auch die zweite Generation trägt. Solche autöcische Rostpilze sind z. B. Uromyces Betae auf der Runkelrübe, Uromyces Phaseolorum auf den Bohnen und viele andere. Oder aber der Pilz benutzt eine andere Nährpflanze, um sein Aecidium zu entwickeln, und die Sporen des letzteren kehren dann erst wieder auf die anfängliche Nährpflanzenspecies zurück. Zu diesen heteröcischen Rostpilzen gehört z. B. der gemeine Getreiderost (Puccinia graminis), der mit dem Aecidium Berberidis auf der Berberitze im Generationswechsel steht, desgl. die Gymnosporangium-Arten auf Juniperus, deren Aecidienfrüchte die Roesteliaformen auf den Pomaceen darstellen. Es giebt übrigens noch auf manchen Phanerogamen Aecidien, deren zugehörige Teleutosporenformen bis jetzt noch nicht ermittelt sind.

Die Wirkung der Rostpilze auf ihre Nährpflanzen ist eine sehr verschiedenartige: vielfach ein unter Gelbfärbung eintretendes Absterben der befallenen Theile der grünen Blätter ohne Gestaltsveränderung, oder Hypertrophien, nämlich Anschwellungen der Blätter oder abnorme Vergrößerungen von Blüthenstielen und Bluthentheilen, oder endlich Habitusänderungen der Sprosse (Hexenbesen der Tannen durch Aecidium elatinum, die vom Aecidium verpilzten Sprosse von Euphorbia cyparissias).

Die Uredinaceen zerfallen in folgende Gruppen.

1. Melampsoreae. Teleutosporen in flachen Lagern, die unterhalb der Epidermis oder innerhalb der Epidermiszellen sich bilden (Fig. 356) und aus vielen durch



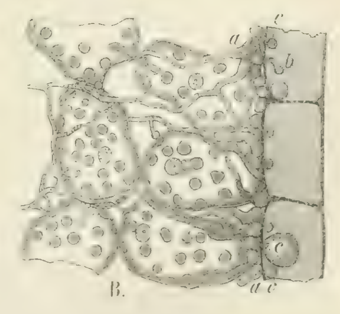


Fig. 356. Calyptospora Göppertiana. *A* eine inficirte Pflanze von Vaccinium vitis idaea; *a* der alte, *b* und *c* die diesjährigen unter dem Einflusse des Myceliums dicker gewordenen Triebe, *d* abgestorbener Trieb. *B* Rindenzellen und Epidermiszellen aus einem inficirten verdickten Trieb. Das intercellular wachsende Mycelium legt keulenförmig anschwellende Aeste *a* an die Epidermiszellen, worauf warzenförmige Ausstülpungen *b* und *c* ins Innere der Epidermiszelle getrieben werden als Anfänge der Teleutosporenbildung. *C* Durchschnitt durch einen ebensolchen Trieb mit dem fertigen Teleutosporenlager *a*, wo aus der getheilten Mutterzelle meist je sechs Sporen in einer Epidermiszelle entstanden sind, den ganzen Innenraum der letzteren ausfüllend. Die Teleutosporen sind gekeimt und haben nach außen das Promycelium *d* mit kleinen Sterigmen *e* gebildet, auf denen die Sporidien abgeschnürt werden. *B* etwa 200-, *C* etwa 400fach vergrößert. Nach R. Hartig.

Theilung senkrecht zur Epidermis entstehenden Zellen zusammengesetzt sind (Melampsora auf Populus, Salix, Linum etc. — Coleosporium Senecionis auf Senecio, wozu Aecidium (Peridermium) Pini auf Kiefern. — Chrysomyxa abietis auf Fichten, nur mit Teleutosporen, Chr. Ledi und Rhododendri, beide mit Aecidium abietinum auf der Fichte. — Calyptospora Göppertiana auf den Trieben der Preißelbeere, mit

Aecidium columnare auf Tannen. Bei Cronartium bildet das Teleutosporenlager eine vielzellige, senkrecht aus der Epidermis hervorragende Säule (C. ribicola auf Ribes mit Aecidium (Peridermium) Strobi auf Weimuthskiefern).

2. Puccinieae. Teleutosporen gestielt, einzellig bei Uromyces (autöcische Formen: U. Betae auf der Runkelrübe; U. Phaseolorum und andere Arten auf Leguminosen; heteröcische: U. Pisi auf Erbsen etc. mit Aecidium Euphorbiae auf Euphorbia-Arten, oder zweizellig, jede Zelle mit einem Keimporus Fig. 354 u. 355, S. 151 bei Puccinia nur mit Teleutosporen: P. Malvacearum, Caryophyllearum; generationswechselnde autöcische Formen: P. Menthae, P. allii etc.; heteröcische: die drei Getreideroste P. graminis mit Aecidium Berberidis auf Berberis, P. straminis mit Ae. Asperifolii auf Boraginaceen, und P. coronata mit Ae. Rhamni auf Rhamnus).

3. Phragmidieae. Teleutosporen gestielt, keulenförmig oder cylindrisch, durch Querscheidewände mehrzellig; Aecidien flach, ohne Peridie, Spermogonien kreisrund, tellerförmig offen (Phragmidium auf Rosa, Rubus etc., alle autöcisch).

4. Gymnosporangieae. Teleutosporen zweizellig, auf langen Stielen, welche Gallerthüllen besitzen und einen gallertartigen Fruchtkörper bilden (Gymnosporangium auf Juniperus-Arten, wozu nach Oersted als Aecidien die Roesteliaformen der Pomaceen gehören; Uredo fehlt).

5. Endophylleae. Teleutosporen in Ketten verbunden, leicht sich trennend, die Ketten in rundlichen Lagern mit einer Peridie, also äcidienähnlich; andere Sporenformen fehlen (Endophyllum Sempervivi auf Crassulaceen).

Literatur. Tulasne, Mémoires sur les Ustilaginées et les Urédinées. Ann. des sc. nat. 3. sér. T. VII. und 4. sér. T. II. — de Bary, Recherches sur les champignons parasites. Ann. des sc. nat. 4. sér. T. XX. — Neue Untersuchungen über Uredineen. Monatsber. d. Berliner Akademie 1865 und 1866. — Krebs und Hexenbesen der Weißtanne. Botan. Zeitg. 1867. — Aecidium abietinum. Daselbst 1879 und 1881. — Schröter, Brand- und Rostpilze Schlesiens. Abhandl. d. schlesischen Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1869. — Sitzungsberichte d. schlesischen Gesellsch. f. vaterl. Cultur. 6. Nov. 1873. — Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen I. Heft 3 und III. Heft 1. — Aecidium Euphorbiae u. Uromyces Pisi. Hedwigia 1875. pag. 161. — Woronin, Botanische Zeitg. 1872. Nr. 38 u. 39 und 1875. pag. 340. — Oersted, Botanische Zeitg. 1865. pag. 291. — Ueber Podisoma. Bull. de l'acad. roy. des sc. de Copenhague 1866 u. 1867. — Rees, Rostpilzformen der deutschen Coniferen. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. XI. 1869. — Wolff, Botanische Zeitg. 1874. — Aecidium Pini etc. Riga 1876. — R. Hartig, Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin 1874. — Lehrbuch der Baumkrankheiten. 2. Aufl. Berlin 1889. — Arbeiten aus d. forstbot. Inst. München. I. — Winter, Die Pilze in Rabenhorst's Kryptogamenflora. 2. Aufl. — Farlow, The Gymnosporangia etc. Mém. of the Boston Soc. of Nat. History. 1880. — Rathay, Spermogonien der Rostpilze. Denkschr. d. Wiener Akad. Bd. 46. 1882. — Klebahn, Blasenroste. Abhandl. d. naturw. Ver. Bremen X. pag. 145 und Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888 und 1890. — Rostrup, Fortsatte Undersogelser over Snyltesvampes etc. Kopenhagen 1883. — Dietel, Botan. Centralbl. 1889. Nr. 18. — Magnus, Ueber Diorchidium. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1891. pag. 118 u. 187. — Auftreten der Stylosporen bei den Uredineen. Daselbst pag. (85). — Lagerheim, Vier neue Uredineengattungen. Daselbst pag. 348.

2. Familie. Auriculariaceae. Das saprophyt an Baumstämmen wachsende Mycel trägt ziemlich große gallertartige, unregelmäßig napfförmige Fruchtkörper, deren glatte oder aderig gefaltete Oberseite von einem Hymenium überzogen ist, welches von den Basidien gebildet wird. Letztere sind langgestreckt, durch Querwände meist vierzellig; jede Zelle bildet ein Sterigma mit einfacher Basidiospore (Fig. 357).

Literatur. Tulasne, Ann. des sc. nat. 3 sér. T. XIX. — Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie. VII.

3. Familie. Tremellaceae. Wie vorige Familie, Fruchtkörper napfförmig oder gekröseartig gewunden, oder halbirt hutförmig. Basidien fast kneulförmig und durch zwei Längswände in vier kugelquadrantische Zellen getheilt, deren jede ein langes Sterigma mit einfacher Basidiospore bildet. Am Mycelium treten nach BREFELD oft Conidien an vielverzweigten Fäden auf; die Conidien sind je nach Gattungen von verschiedenen Formen. Sowohl Conidien wie Basidiosporen keimen nach BREFELD in Nährlösungen entweder unter Bildung hefeartiger Sprossungen oder von Mycelfäden.



Fig. 357. Hirneola auricula Judae. *A* einige Fruchtträger auf Baumrinde, in natürlicher Größe. Nach KROMBHOLZ. *B* eine Basidie, quergetheilt und in fadenförmige Sterigmen verzweigt, deren jedes eine Spore *s* abschnürt. 390fach vergrößert. Nach DE BARY.

Literatur. TULASNE, Ann des sc. nat. 3. sér. T. XIX. — BREFELD, Untersuchungen über Schimmelpilze. 3. Heft. Leipzig 1877.

4. Familie. Pilacraceae. Die saprophyte Gattung Pilacre hat etwa senfkorngroße gestielt kopfförmige Fruchtkörper, die aus einem Hyphenbündel bestehen und im Innern des Kopfes die Sporen eingeschlossen enthalten, also den Gastromyceten (S. 159) analog sind. Die im Innern des Kopfes befindlichen Hyphen bilden nach BREFELD kurze Zweige, die Basidien, welche sich durch Querwände in vier Zellen theilen, deren jede eine seitlich sitzende Basidiospore abschnürt; schließlich werden die Basidien und ihre Tragfäden aufgelöst. Die keimenden Basidiosporen produciren nach BREFELD einfache oder verzweigte Conidienträger mit ellipsoidischen Conidien.

Literatur. TULASNE, Ann. des sc. nat. 5. sér. T. IV. pag. 292. — BREFELD, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie. VII.

2. Reihe. **Autobasidiomycetes.** Die Basidien sind ungetheilt, keulenförmig oder kurz cylindrisch, am Scheitel meist vier, selten sechs, acht oder zwei Sterigmen mit je einer Basidiospore tragend (Fig. 359, S. 158, Fig. 361, S. 160). Alle hierher gehörigen Pilze, meist große Schwämme, bilden Fruchtkörper, auf oder in denen die Basidien in großer Zahl zu einem Hymenium vereinigt sind.

1. Familie. Dacryomycetes. Saprophyt auf altem Holze wachsende Pilze mit gallertartigem Fruchtkörper von gekröseartiger oder cylindrischer, strauchförmiger oder halbhutförmiger Gestalt. Die ganze Oberfläche oder bei den hutförmigen die Unterseite ist mit dem Hymenium überzogen. Die Basidien desselben sind dichotom in zwei lange pfriemenförmige Sterigmen verzweigt, deren jedes eine Spore trägt. Bei Dacryomyces kommen außer den basidientragenden Fruchtkörpern ähnliche vor, welche an ihrer Oberfläche Chlamydosporen in langen Ketten abschnüren. Sowohl die Basidio- wie die Chlamydosporen erzeugen nach BREFELD Mycelien, auf welchen ellipsoidische Conidien dicht büschelförmig beisammen abgeschnürt werden, die dann in gleicher Weise keimen können.

Literatur. TULASNE, Ann. des sc. nat. 3. sér. T. XIX. — BREFELD, l. c. VIII. pag. 138.

2. Familie. Hymenomycetes. In diese Abtheilung gehören neben wenigen kleineren Formen die größten bekannten Schwämme. Die meisten sind Saprophyten auf humushaltigem Erdboden oder auf todtem Holze, einige Parasiten, besonders auf Rinde und Holz der Wurzeln und Stämme lebender Bäume. Ihre charakteristischen Merkmale liegen darin, dass das Hymenium zur Zeit der Sporenreife immer an der freien Oberfläche des Fruchtkörpers liegt, und dass die Basidien länglich-keulenförmige Zellen sind, die auf ihrem Scheitel meist vier kurze pfriemenförmige Sterigmen mit je einer Basidiospore tragen (Fig. 359, S. 158). Diese Fruchtkörper sind ungeschlechtlich entstehende Früchte, wenigstens sind keine Sexualorgane in dieser Familie mehr bekannt.

Das Mycelium ist meist kräftig entwickelt und verbreitet sich in den Lücken des Substrates, erstarkt oft zu dicken Strängen (Fig. 358, S. 157) oder hautförmigen Ausbreitungen und nimmt manchmal unter Umständen, die der Fructification des Pilzes ungünstig sind, unter Sterilbleiben abnorm üppige Formen an. Bei vielen sind die Mycelien perennirend. Darauf beruht auch die Cultur des Champignons, der immer von neuem Fruchtkörper aus einem Boden, worin das Mycelium sich befindet, hervortreibt. Wenn sich perennirende Mycelien im freien Boden ringsum allseitig ausbreiten können, so kommen die Fruchtkörper in einer ungefähr ringförmigen Zone zum Vorschein, die immer weiter hinausrückt; man sieht dann solche Schwämme auf Wiesen oder in Wäldern mehr oder weniger in Kreisen oder Kreisbogen stehen. Die Mycelien einiger kleinerer Agaricus- und Coprinusarten (z. B. C. stercorarius) entwickeln bei kräftiger Ernährung Sclerotien (S. 103), und diejenigen von Agaricus melleus, welche parasitisch auf den Wurzeln der Kiefer und anderer Bäume leben, sind durch die Bildung sehr kräftiger Rhizomorphen (S. 103) ausgezeichnet. Brefeld hat auch auf todtem organischem Substrat aus den Sporen von Agaricus melleus Mycelien und Rhizomorphen gezüchtet. Von den Sclerotien wie von den Rhizomorphen kann unter günstigen Ernährungsbedingungen sowohl Bildung von Fruchtkörpern als auch erneute Mycelbildung ausgehen.

Die Fruchtkörper entstehen direct am Mycelium; meist bildet ein und dasselbe Mycelium deren eine ganze Anzahl. Sie entstehen dadurch, dass an gewissen Stellen durch reichlichere Verzweigung von Mycelfäden eine größere Anzahl Hyphen gebildet wird, die sich zu einem Knäuel verflechten, welches durch weitere Vermehrung seiner Hyphen allmählich, oft ziemlich schnell zu dem massigen Fruchtkörper heranwächst (Fig. 358). Bei denjenigen Hymenomyceten, welche Sclerotien oder Rhizomorphen haben, können die Fruchtkörper außer am gewöhnlichen Mycelium auch an diesen Organen entstehen; eine Anzahl der Hyphen des Markes derselben sprosst aus, durchbricht die Rinde und leitet die Bildung des Fruchtkörpers ein. Die Form der Fruchtkörper zeigt große Mannigfaltigkeit. Die einfachste Form findet sich bei dem in Vacciniumarten schmarotzenden Exobasidium Vaccinii, dessen Mycelium an der Oberfläche der befallenen Organe unmittelbar ein aus Basidien bestehendes Hymenium bildet, welches unter der Cuticula angelegt wird und diese zuletzt durchbricht. Auch bei den auf Holz, Rinde und Erde wachsenden Hypochnus und Tomentella sitzt die Schicht der Basidien dem Mycelium unmittelbar auf. Bei den größeren Formen treten eigentliche Fruchtkörper als Träger des Hymeniums auf. Diese haben die Form eines hautartigen dem Substrate aufliegenden Körpers, der auf der ganzen freien Oberseite vom Hymenium überzogen ist, bei Thelephora; stiel- oder durch reichliche Verzweigung strauchförmige, von der Unterlage vertical sich erhebende Körper sind sie bei Typhula, Clavaria und Calocera, wo das Hymenium die ganze Oberfläche mit Ausnahme der untersten Theile einnimmt; einen ungefähr schirmförmigen Körper, Hut genannt, stellen sie dar bei den meisten übrigen Gattungen (Fig. 358). Dieser hat bald eine deutlich schirmartige, bald mehr eine hut- oder kuppelförmige, bald eine glockenähnliche, bald auch eine oberseits fast flache oder sogar in der Mitte vertiefte Gestalt; er sitzt entweder auf einem stets aufrechten, weil negativ geotropischen (I., S. 468) Stiele oder Strunke so, dass er horizontal steht, oder aber er ist stiellos und dann gewöhnlich halbirt, d. h. er sitzt mit dem einen

Rande dem Substrate an, so dass er von diesem aus nur nach einer Seite hin horizontal sich ausbreitet (weil transversal geotropisch, I., S. 475), wodurch er mehr eine consol- bis fächerähnliche Form bekommt. Bei allen Hüten trägt die Unterseite des Schirmes das Hymenophorum. Die Entwickelung und das Wachsthum der hutförmigen Fruchtkörper geschieht in der Weise, dass die Anlage des Schirmes sich als ein Köpfchen von der Anlage des Stieles differenzirt. Dieses nimmt dann durch Randwachsthum immer mehr die Form des Schirmes an, und auf der unteren Fläche desselben beginnt sich dann das Hymenophorum zu bilden. Am Basaltheil des Stieles kommen wurzelartige Fäden und Stränge zur Entwickelung, die mit dem Mycelium übereinstimmen und gleich diesem die Ernährung des wachsenden Fruchtkörpers besorgen. Bei einigen Agaricusarten ist die Entwickelung insofern abweichend, als das Hymenophorum anfänglich durch eigenthümliche hautförmige Bildungen verhüllt ist. Bei manchen Arten ist nämlich vom Rande des Hutes nach der Mitte des Stieles eine faserige Haut, der Schleier (velum) ausgespannt, welche später zerreißt und meist als Ring (annulus) um den Stiel stehen bleibt. In diesem Falle bildet sich im Innern der köpfchenförmigen Hutanlage eine ringförmige luftführende Lücke; der über ihr liegende Theil wird zum Hute, der vor und unter ihr befindliche zum Schleier (Fig. 358 III.). Wieder bei anderen Arten zieht sich anfangs von der Basis des Stieles ausgehend um den ganzen Hut eine Hülle (volva oder velum universale), die später flockig sich auflöst, und deren Reste bisweilen die Oberfläche des erwachsenen Hutes noch bedecken. In diesem Falle differenzirt sich die Anlage des Hutes in analoger Weise in einen peripherischen Theil, welcher zur Hülle wird, und in einen inneren, die eigentliche Hutanlage. Diese Fälle zeigen schon einen Uebergang zu den Gasteromyceten, indem hier das Hymenium anfangs im Innern des Fruchtkörpers sich befindet. Schleier und Hülle sind bei manchen Arten zugleich vorhanden, den meisten fehlen beide. Die reifen Fruchtkörper sind größtentheils von fleischig weicher Consistenz, weil sie aus zartwandigen und saftreichen Hyphen bestehen. Letztere sind bald lockerer bald fester verbunden; an der Oberfläche sind sie entweder enger und hängen fester zusammen oder sind palissadenförmig rechtwinklig zur Oberfläche gerichtet. Alle weichen Fruchtkörper sind von kurzer Dauer; sie wachsen rasch und gehen sogleich nach dem Reifwerden

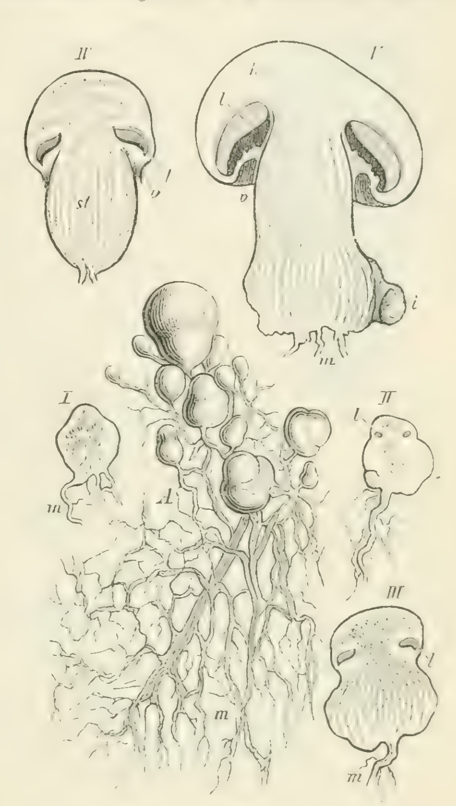


Fig. 358. Agaricus campestris. *A* kleines Stück die ausgebreiteten netzartig anastomosirenden Myceliums *m* mit zahlreichen Anlagen von Fruchtkörpern. Diese sind anfangs birnförmige solide Körperchen (*I*). Der Hut bildet sich, indem frühzeitig unter dem Gipfel eine ringförmige Luftlücke (*II*, *l*) in dem Hyphengewebe entsteht. Die obere Wand der Luftlücke stellt die Unterseite des Hutes dar, aus welcher die radialen Hymeniumlamellen abwärts hervorwachsen (*III—V*, *l*). Von dem Hutrande laufen Hyphen nach dem Stiele, die äußere Wand der Luftlücke bildend; sie erscheinen später als eine unter dem Hymenium ausgespannte Haut (das Velum), welches endlich zerreißend einen Ring um den Stiel bildet. Nach Sachs.

der Sporen zu Grunde. Dagegen haben die Fruchtkörper von Polyporus und verwandten Gattungen eine harte, korkartige oder holzige Beschaffenheit, indem ihre Hyphen verholzte, feste Membranen besitzen; diese Körper sind von langer, oft mehrjähriger Dauer und setzen während dieser ganzen Zeit, mit periodischen Unterbrechungen, das Randwachsthum fort, wodurch sie dem Rande parallele Zonen und neue Schichten von Hymenium bekommen. Manche Agaricusarten haben in ihren Fruchtkörpern Milchröhren (I., S. 213).

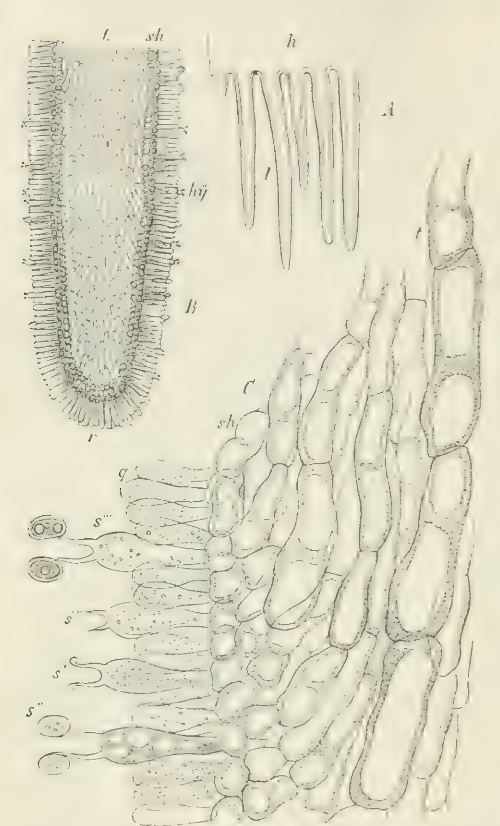


Fig. 359. Hymenium von Agaricus campestris. *A* Stück einer tangential herausgeschnittenen Scheibe des Hutes, *h* Hutsubstanz, *l* die Lamellen. *B* Stück einer Lamelle im Durchschnitt, etwas stärker vergrößert; der mittlere Theil *t* besteht aus longitudinal laufenden Hyphen, die nach der Oberfläche hin kurzgliedrig werden und die subhymeniale Schicht *sh* bilden, aus welcher die dicht gedrängt und senkrecht zur Oberfläche stehenden Basidien entspringen, welche zusammen die Hymenialschicht *hy* darstellen. *C* stärker vergrößertes Stück einer Lamelle; Bezeichnung wie in *B*; *q* die Basidien, von denen man verschiedene Entwickelungsstadien sieht, mit den je zwei Sterigmen und Sporen *s' s'' s'''* an der Spitze; die fein punktirte Substanz ist das Protoplasma. Nach SACHS.

Das Hymenium bedeckt bestimmte Theile des Fruchtkörpers; diese können als Hymenophorum bezeichnet werden, weil sie meist eine von dem sterilen Theile abweichende eigenthümliche Bildung zeigen, durch die es auf eine Vergrößerung der hymeniumtragenden Fläche abgesehen ist. Denn nur bei den strauchartigen und den hautförmigen Fruchtkörpern ist wie erwähnt das Hymenophor glatt oder höchstens warzig oder runzelig; bei Cantharellus bildet es strahlig gegen den Rand hin gerichtete Falten oder Leisten, bei Agaricus, Russula, Coprinus etc. ebenso gestellte, dünne, blattartige, freie Lamellen (Fig. 359), bei Hydnum vertical abwärts gerichtete mehr oder minder isolirte Stacheln oder Zähne, bei Merulius netzartig verbundene niedrige Leisten, die also flache Gruben bilden, bei Polyporus, Boletus etc. lange, freie, offene Röhren. Die gesammte Oberfläche, beziehendlich die Hohlräume des Hymenophors sind mit den dicht neben einander und senkrecht zur jeweiligen Oberfläche stehenden Basidien bedeckt. Letztere sind Aeste der gegen das Hymenium zu laufenden Hyphen des Hymenophors (Fig. 359). Die Sporen werden namentlich bei Agaricineen abgeschleudert, indem die unter hydrostatischem Druck stehende Inhaltsflüssigkeit der Basidien aus allen vier Sterigmenenden herausgepresst wird und die Sporen mit sich reißt. Zwischen den Basidien stehen oft in großer Zahl andere sterile Zellen, sogenannte Paraphysen, die entweder haarförmig oder auch den Basidien ähnlich gestaltet sind; manchmal ragen auch zerstreut stehende große blasenförmige, aber ebenfalls sterile Zellen, sogenannte Cystiden über die Hymenialfläche hervor.

An den Mycelien von Repräsentanten fast aller Hymenomycetengattungen werden, wie besonders BREFELD gezeigt hat, auf besonderen Zweigen stäbchenförmige Conidien kettenförmig abgeschnürt, meist in der Form, die man früher als Oidium bezeichnete, so dass also möglicherweise manche der unter diesem Namen beschriebenen Schimmelpilze solche Conidienbildungen von Hymenomyceten sind. In manchen Fällen sind diese Conidien nicht keimfähig; dieser Umstand gab früheren Beobachtern Veranlassung, sie für Spermatien zu erklären, indem man ehemals bei diesen Pilzen eine Sexualität vermuthete. BREFELD hat jedoch von vielen Hymenomyceten die Keimung der Conidien nachgewiesen; auch bei dem parasitischen Exobasidium hat er bei Cultur der Basidiosporen auf Nährlösungen Bildung von Conidien beobachtet und aus den Conidien wieder den parasitischen Pilz auf der Nährpflanze erzeugen können.

Auch Bildung von Chlamydosporen kommt bei einigen Hymenomyceten vor. Sie entstehen aus einzelnen Gliederzellen besonderer Fäden, und zwar massenhaft in kleineren oder größeren Lagern bei Ptychogaster und Fistulina, wo dieselben Lager später die basidientragenden Hymenien entwickeln. Bei den auf größeren Schwämmen wachsenden Nyctalis-Arten bedecken solche Chlamydosporenlager oft die ganze Oberfläche des Hutes und der Lamellen und haben dann meist die Unterdrückung des basidienbildenden Hymeniums zur Folge.

Die flechtenbildenden Hymenomyceten (Hymenolichenes). Einige in den Tropenländern vorkommende Flechten fructificiren mit Basidien von der Art der Hymenomyceten. Ihre Gonidien gehören den Phycochromaceen an (Scytonema, Chroococcus).

Literatur. DE BARY, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866. — WORONIN, Exobasidium Vaccinii. Freiburg 1867. — R. HARTIG, Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin 1874. — Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878. — Lehrbuch der Baumkrankheiten. 2. Aufl. Berlin 1889. — BREFELD, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. 3. Heft. Leipzig 1877. — Untersuchungen aus d. Gesammtgeb. der Mycologie VIII. — REES, Botanische Zeitg. 1875. pag. 79. — VAN TIEGHEM, Comptes rendus. 8. Februar und 15. November 1875. — EIDAM, Botanische Zeitg. 1875. Nr. 40 und 45. — v. WETTSTEIN, Morphologie und Biologie der Cystiden. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1887. — ZALEWSKI, Sporenabschnürung und Sporenabfallen bei den Pilzen. Flora 1883. — DE SEYNES, Organisation des champignons supérieures. Ann. des sc. nat. 5. sér. T. I. — Recherches pour servir à l'histoire nat. des végét. infér. I. Des Fistulines. Paris 1874. — POLECK, Der Hausschwamm. Breslau 1885. — R. HARTIG, Zerstörung des Bauholzes durch Pilze. I. Der echte Hausschwamm. Berlin 1885.

3. Familie. Gasteromycetes. Fast lauter ansehnliche Schwämme, deren Mycelium wie das der Hymenomyceten meist in humushaltigem Erdboden wächst und deren Fruchtkörper mehr oder weniger über den Boden hervortreten oder aber auch unterirdisch bleiben und dann Trüffeln ähneln, wie bei Scleroderma, Rhizopogon, Hymenogaster etc. Die Fruchtkörper zeigen das übereinstimmende Merkmal, dass sie das Hymenium in ihrem Innern eingeschlossen bergen, sind jedoch im Uebrigen von großer Mannigfaltigkeit. Bei den echten Gasteromyceten lässt der Fruchtkörper, der im Allgemeinen eine abgerundete Gestalt besitzt, eine meist stark entwickelte Haut, Peridie genannt, und eine Innenmasse unterscheiden, welche wenigstens anfangs durch anastomosirende Gewebeplatten (sogen. Tramaplatten), die von der Innenfläche der Peridien ausgehen, in zahlreiche Kammern getheilt ist und als Gleba bezeichnet wird. Letztere stellt den fructificirenden, d. h. das Hymenium tragenden Theil vor. Die Peridie ist entweder, und zwar hauptsächlich bei den unterirdischen Formen, einfach, nämlich gleichförmig aus fest verbundenen, in der Richtung der Oberfläche verlaufenden Hyphen gebildet, bei den übrigen Gattungen dagegen in eine äußere und innere Peridie differenzirt. Die äußere ist bei Bovista und Lycoperdon eine ziemlich dicke pseudoparenchymatische Schicht, welche an der Oberfläche in Form von Warzen oder Stacheln vorspringt und zuletzt ganz verschwindet oder sich ablöst. Bei Geaster (Fig. 360) reißt sie vom Scheitel aus

sternförmig auf; ihre Lappen schlagen sich in Folge der Hygroscopicität des Gewebes (I., S. 427) zurück; sie besteht nämlich aus einer inneren knorpelartigen Schicht, welche von quellbaren äußerst dickwandigen, zur Oberfläche senkrecht gerichteten Hyphen gebildet wird, und aus einer äußeren Schicht, deren in der Richtung der Oberfläche gelegene Fasern nicht quellungsfähig sind. Die auf diese verschiedenen Arten entblößte innere Peridie ist meist eine papierartige Haut, bestehend aus fest verbundenen, zur Oberfläche parallelen Hyphen; sie öffnet sich zuletzt, entweder durch Bildung von Löchern, häufiger durch Zerreissen am Scheitel. Das **Hymenium** überzieht die gesammte Oberfläche der Kammerwände der Gleba. Die Hyphen, aus denen die letzteren bestehen, bilden Zweige, die zu den Basidien anschwellen, welche auf den Kammerwänden sitzen oder den ganzen Kammerraum ausfüllen. Die Basidien sind keulenförmig und erzeugen die Sporen wie bei den Hymenomyceten zu zwei, vier oder acht (Fig. 361 *B*). Bei der Reife werden nun meist ein Theil der Gleba und die Bestandtheile des Hymeniums aufgelöst, während bestimmte, schon vorher im Gewebe der Kammerwände wegen ihrer dicken Membranen unterscheidbare, röhrenförmige, bald einfache, bald verzweigte Fasern (Fig. 361 *A*) zurückbleiben. Diese werden als **Capillitium** bezeichnet; sie durchweben den ganzen Innenraum, in welchem die Kammern nun verschwunden sind, gleichmäßig; das feine Sporenpulver ist überall dem Capillitium eingestreut und verstäubt durch die Oeffnungen der inneren Peridie. Bei Scleroderma dagegen trocknet die Gleba zu einem brüchigen Netzwerke zusammen, und bei Rhizopogon, Hymenogaster etc. behält sie unverändert ihre Structur; die Sporen werden bei diesen unterirdischen Formen durch Verfaulen des Fruchtkörpers, vielleicht auch durch Thierfraß, wie bei den Trüffeln befreit. Die Entwickelungsgeschichte dieser Fruchtkörper lässt von Geschlechtsorganen nichts wahrnehmen: sie entstehen am Mycelium als kleine massive Körper, die aus verfilztem Fadengewebe bestehen, und in denen bei weiterem Wachsthum die einzelnen Bestandtheile durch innere Differenzirung angelegt werden.

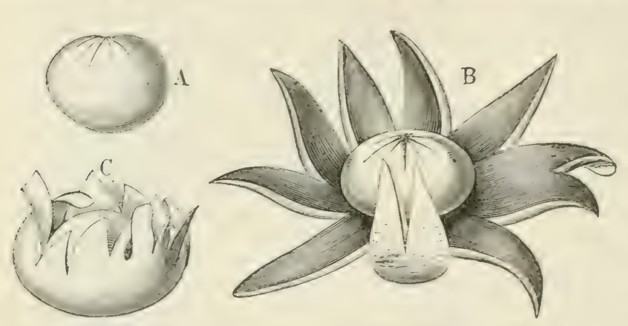


Fig. 360. Geaster hygrometricus. *A* junger Fruchtkörper, dessen äußere Peridie an der Spitze aufzureißen beginnt. *B* reife Frucht, wo die äußere Peridie bei Feuchtigkeit sternförmig sich ausgebreitet, *C*, wo sie sich bei Trockenheit wieder ziemlich geschlossen hat. Natürliche Größe. Nach CORDA.



Fig. 361. *A* Capillitiumfaser von Bovista plumbea. *B* Basidien von Geaster hygrometricus, keulenförmig, mit einer Mehrzahl von Sporen auf ihren [illegible]. Nach DE BARY.

Von abweichenderen Gastromycetenformen erwähnen wir folgende. **Sphaerobolus** ist ein senfkorngroßer Schwamm, dessen beide Peridien sternförmig aufreißen, sich

durch Quellung einer Zwischenschicht trennen, aber an den Zahnspitzen verbunden bleiben, worauf die innere Peridie sich plötzlich elastisch umstülpt und dabei die kugelige Gleba empor wirft. Bei Tulostoma verlängert sich ein von der äußeren Peridie mit umgebener Stiel, welcher die innere Peridie emporschiebt, die ein Capillitium enthält und am Scheitel mit einem Loch sich öffnet. Phallus (Fig. 362) wird bis fußhoch; ein anfangs eiförmiger Fruchtkörper ist von einer fleischigen Peridie umgeben, welche bei der Reife durchbrochen wird und als Scheide zurückbleibt, aus welcher sich auf langem Stiele eine glockenförmige, gekammerte Gleba erhebt. Der Stiel ist anfangs massiv, später hohl; seine Wand besteht aus Gewebeplatten, welche kammerförmige Hohlräume umschließen; letztere sind anfänglich sehr eng und die Platten faltig zusammengelegt; indem letztere sich ausdehnen und glätten, wird der Stiel rasch in die Länge gestreckt. Darauf zerfließt das Gewebe der Gleba und tropft mit den Sporen ab. Die Nidularieen (Fig. 363) haben im reifen Zustande eine oben offene becherförmige Peridie; in dieser liegen eine Anzahl linsenförmiger Peridiolen, welche an der Innenwand des Bechers durch ein Stielchen befestigt sind, unter sich aber nicht zusammenhängen. Durch allmähliches Verwittern der Peridiolenhäute werden die den Hohlraum erfüllenden Sporen frei. Im Jugendzustande sind diese Becher massiv (Fig. 364, S. 162), erfüllt mit Hyphengewebe, welches an den Stellen, wo sich die Peridiolen bilden sollen, sich zu diesen differenzirt, im übrigen Theile aber gallertartig wird und endlich

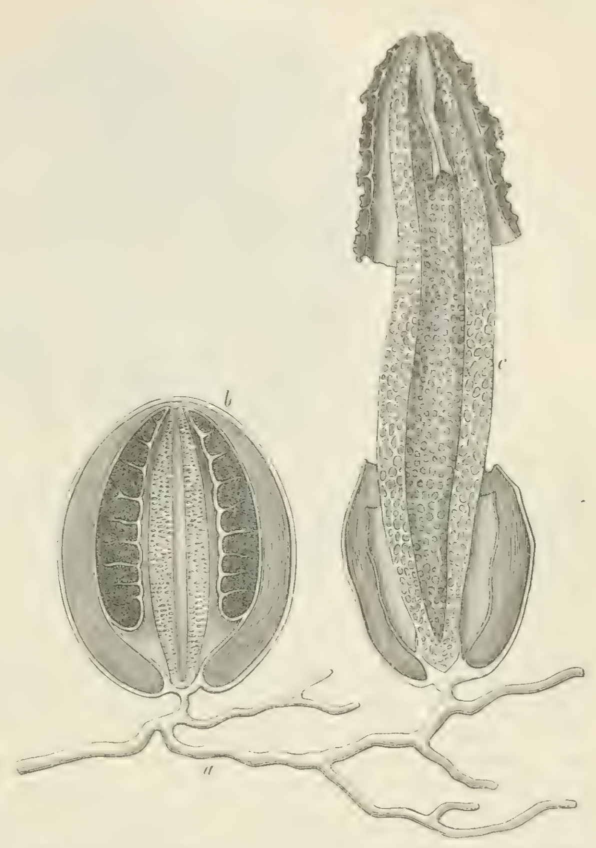


Fig. 362. Phallus impudicus. Auf einem verästelten Mycelstrange *a* sitzen ein junger Fruchtkörper *b* und ein erwachsener *c*. An jenem ist die Peridie noch geschlossen, an diesem durchrissen und scheidenförmig am Grunde sitzen geblieben, während der sich stark streckende Stiel die glockenförmige gekammerte Gleba emporgehoben hat. Nach Sachs.



Fig. 363. Cyathus striatus. *A* zwei Fruchtkörper, *a* an der Mündung noch mit der geschlossenen Peridienhaut, *b* nach Zerreißen der letzteren. *B* ein Fruchtkörper der Länge nach halbirt, um die im Grunde sitzenden kurzgestielten linsenförmigen Peridiolen zu zeigen.

verschwindet, mit Ausnahme einer Deckelhaut, die sich anfangs unter dem offenen Scheitel der Peridie hinzieht, späterhin aber zerreißt.

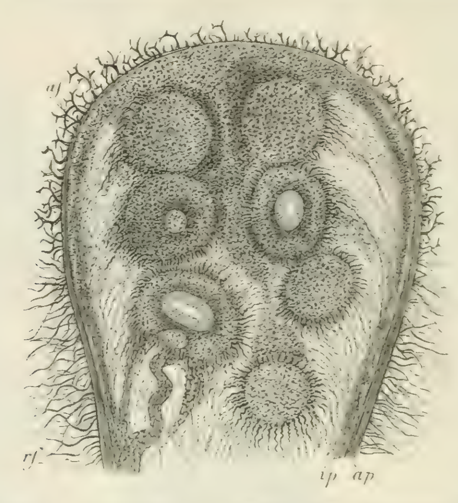


Fig. 364. Crucibulum vulgare. Oberer Theil des Längsschnittes durch einen jungen Fruchtkörper. Die dunklen Partien im Innern sind solche, wo sich Luft zwischen den Hyphen befindet, in den hellen hat sich zwischen den Hyphen Gallerte gebildet. *ip* innere, *ap* äußere Peridie. Während gewisse Partien des Inneren durch Verschleimung verschwinden, bleiben linsenförmige Partien als Peridiolen erhalten, desgleichen auch Partien, welche später den Stiel derselben *n* darstellen; *rf* und *af* Haarbildung auf der Außenseite der Peridie. Nach Sachs.

Literatur. Corda, Icones Fungorum. Prag 1837—1854. — Vittadini, Monographia Lycoperdineorum. Turin. Bd. V. 1842. — Tulasne, Ann. des. sc. nat. 2. sér. T. XVII u. XVIII, 3. sér. T. I u. IV. — Fungi hypogaei. Paris 1851. — Sachs, Morphologie des Crucibulum vulgare. Botan. Zeitg. 1855. — de Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866. — Hesse, Mikroskopische Unterscheidungsmerkmale der typischen Lycoperdaceengenera. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik X. pag. 383. — Keimung der Sporen von Cyathus. Daselbst X. pag. 199. — Schröter, Entwickelung und systematische Stellung von Tulostoma. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pfl. II. pag. 65. — Eidam, Keimung der Sporen und Entstehung der Fruchtkörper bei den Nidularieen. Daselbst II. pag. 221. — Brefeld, Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig 1877. III. — Sorokin, Développement du Scleroderma verrucosum. Ann. des sc. nat. sér. 6. T. III. — Pietra, Bot. Zeitg. 1870. Nr. 43. — E. Fischer, Entwickelungsgeschichte der Gastromyceten. Daselbst 1884. No. 28. — Vergleichende Entwickelungsgeschichte und Systematik der Phalloideen. Denkschr. d. schweiz. naturf. Gesellsch. XXXII. 1890. — van Bambeke, Recherches sur la morphologie du Phallus impudicus. Bull. de la soc. de bot. de Belgique. 1889. pag. 7.

II. Abtheilung.

Archegoniatae (Embryophyta zoidiogama).

§ 135. Diese Abtheilung bildet die Uebergangsstufe zwischen den Thallophyten und den Phanerogamen. An beide zeigen sie Anknüpfungspunkte durch die zwei verschiedenen Generationen, welche ihre Entwickelung durchläuft. Die erste wird als die proembryonale Generation bezeichnet; sie stimmt noch mit den Thallophyten überein, denn sie ist das unmittelbare Product der Keimung der Sporen und stellt ein chlorophyllführendes thallusförmiges Gebilde dar, welches meist von unbedeutender Entwickelung bleibt und dem Thallus mancher Algen ähnelt, jedoch in den einzelnen Klassen charakteristische Besonderheiten und Entwickelungen zeigt. Wie der Thallus bei den Thallophyten, so erzeugt hier die proembyonale Generation die Geschlechtsorgane. Die männlichen, Antheridien, haben mit den gleichnamigen Organen gewisser Algen manche Aehnlichkeit und erzeugen wie diese Spermatozoiden, durch welche hier allgemein die Befruchtung vermittelt wird. Die weiblichen Organe haben eine durch die ganze Abtheilung ziemlich gleichbleibende, sehr charakteristische Beschaffenheit; sie stellen sogenannte Archegonien dar. Nach erfolgter Befruchtung entsteht aus der im Archegonium enthaltenen Eizelle durch Theilung derselben der Embryo und mit diesem die zweite oder embryonale Generation, d. h. dasjenige Gebilde, welches aus dem Embryo hervorgeht. Unter Embryo hat man sich überall ein aus einer Anzahl gleichartiger meristematischer Zellen bestehendes Körperchen zu denken, an welchem anfänglich noch keine besonderen Organe differenzirt sind, welches jedoch in der Folge zu einem von der proembryonalen Generation durchaus verschiedenen Gebilde sich entwickelt. Das was aus dem Embryo sich entwickelt, ist je nach Klassen und besonders nach den beiden Unterabtheilungen, den Moosen und Gefäßkryptogamen, verschieden; übereinstimmend aber zeigt die embryonale Generation als ihren wesentlichen Charakterzug, dass sie die Erzeugerin der geschlechtslos entstehenden Sporen ist, durch welche die Vermehrung der Pflanzen geschieht, und mit deren Keimung der Entwickelungsgang auf seinen Anfangspunkt zurückkehrt. Diese Sporen, die meist in großer Anzahl sich bilden, haben das Gemeinsame, dass sie aus Mutterzellen durch Viertheilung entstehen. Die Zelle oder Zellen, aus denen diese Mutterzellen hervorgehen, werden allgemein als Archespor bezeichnet. Die embryonale Generation bleibt längere Zeit mit der proembryonalen in Verbindung und wird von derselben ernährt. Ihre ganze Lebenszeit befindet sie sich in diesem Verhältnisse bei den Moosen, wo sie als Sporogonium auftritt, welches im Wesentlichen nur der Erzeugung der

Sporen dient und noch keine Wurzeln und kein oder nur ein unbedeutendes Assimilationsgewebe entwickelt; bei den Gefäßkryptogamen dagegen erhebt sich die embryonale Generation zu dem eigentlichen vollkommnen höheren Pflanzentypus, der Embryo entwickelt sich zu einer in Stamm, Wurzel und mit Assimilationsgewebe ausgestatteten Blättern differenzirten Pflanze, die anfangs nur Ernährungsfunctionen ausübt, daher auch von der proembryonalen Generation ganz unabhängig wird, später an ihren Blättern die Sporangien mit den Sporen erzeugt.

Wenn so die Archegoniaten als embryobildende Pflanzen von der ersten Abtheilung des Pflanzenreiches, den Thallophyten sich unterscheiden und darin schon der dritten und letzten Abtheilung, den Phanerogamen gleichen, so sind sie von den letzteren auf das Bestimmteste durch ihre Geschlechtsorgane unterschieden, indem nämlich die Befruchtung hier noch durch Spermatozoiden geschieht, womit wiederum das eigenartige weibliche Organ, das Archegonium, in Beziehung steht, welches diese Abtheilung charakterisirt. Die in der Ueberschrift genannten Bezeichnungen sollen eben diese Merkmale andeuten.

Von dem Archegonium und seiner Befruchtung durch Spermatozoiden als dem wichtigsten und allen Archegoniaten gemeinsamen Merkmale soll daher gleich hier die Rede sein; denn in der That sind die Unterschiede, die in dieser Beziehung bei den einzelnen Klassen auftreten, nur untergeordneter Art. Zwar sind die Antheridien und Archegonien bei den Moosen schon von Hedwig 1784, Spermatozoiden bei den Laubmoosen von Unger 1834, bei den Farnen von Nägeli 1844 entdeckt, und von Leszcyc-Suminski 1848 auch das Archegonium der Farne und die Entstehung des jungen Farnkrautes aus der Centralzelle desselben aufgefunden worden. Aber die eigentliche Aufklärung der Sexualität der Archegoniaten wurde erst durch die wirkliche Beobachtung des Befruchtungsvorganges gegeben, den zuerst Hofmeister 1849 für Pilularia und Salvinia und Mettenius 1850 für Selaginella und Isoetes beschrieben haben, worauf 1851 die umfassenden Untersuchungen Hofmeister's auch bezüglich zahlreicher anderer Archegoniaten folgten. Fig. 365 zeigt ein etwas vergrößertes Prothallium eines Farnkrautes, von der Unterseite gesehen, mit den auf derselben sitzenden Antheridien und Archegonien. Die Antheridien sind kleine ungefähr halbkugelige Organe; sie werden angelegt als eine papillenförmige Auswölbung einer Oberflächenzelle des Prothalliums, die durch eine Querwand abgegrenzt wird; durch weitere Theilungen werden eine nur aus einer Zellschicht bestehende Wandung und eine Centralzelle des Antheridiums erzeugt (Fig. 366). Die letztere liefert durch weitere Theilungen in verschiedenen Richtungen eine Anzahl kleiner, mit farblosem Protoplasma erfüllter Zellen, die Mutterzellen der Spermatozoiden; jede derselben erzeugt aus ihrem Inhalte ein Spermatozoid, und zwar geht das letztere nach den Untersuchungen von Schmitz u. A. auch hier der Hauptsache nach aus dem Zellkern der Mutterzelle hervor, während die Cilien und die etwaigen blasenförmigen Anhänge aus dem übrigen Protoplasma und aus der Hautschicht desselben entstehen. Das reife Antheridium

zerreißt am Scheitel und entleert dort die Spermatozoiden in Folge des Druckes, den die wasseraufnehmenden Wandzellen auf den Inhalt ausüben. Das Archegonium (Fig. 367) entsteht ebenfalls aus einer oberflächlichen Zelle des Prothalliums, welche durch zwei der Oberfläche parallele Wände in drei Zellen getheilt wird. Die unterste derselben theilt sich später ähnlich wie die umliegenden Gewebezellen und trägt so zur Bildung der hier ganz im Prothallium eingesenkten Bauchwand des Archegoniums bei. Die äußere der drei primären Zellen wölbt sich hervor und theilt sich zuerst kreuzweise in vier Zellen, aus denen durch schiefe Querwände die vier Zellreihen entstehen, welche den Archegoniumhals darstellen. Aus der mittleren der drei primären Zellen entsteht eine axile Zellreihe (Fig. 368, S. 166); die unterste dieser Zellen ist die Centralzelle, welche im Bauchtheile des Archegoniums liegt; nach oben hat sich diese

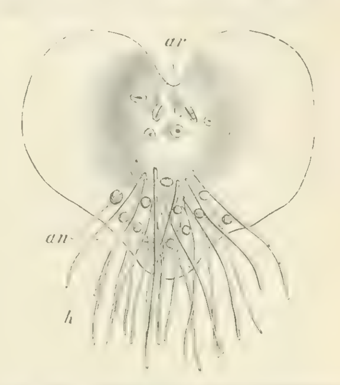


Fig. 365. Prothallium eines Farnkrautes von der Unterseite; *ar* Archegonien, *an* Antheridien, *h* Wurzelhaare. 10fach vergrößert. Nach PRANTL.

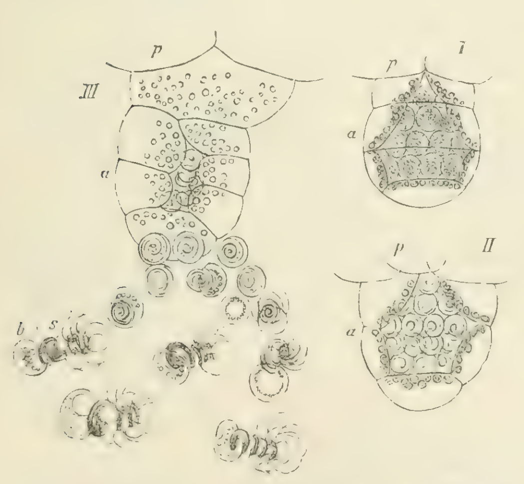


Fig. 366. Antheridien des Farns Adianthum capillus Veneris im optischen Längsschnitt. *I* noch unreif, *II* die Spermatozoiden schon fertig ausgebildet, *III* geplatztes Antheridium, die Spermatozoiden meist ausgetreten; *p* angrenzende Partie des Prothalliums, *a* Antheridium, *s* Spermatozoid, *b* dessen Blase, Stärkekörnchen enthaltend. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

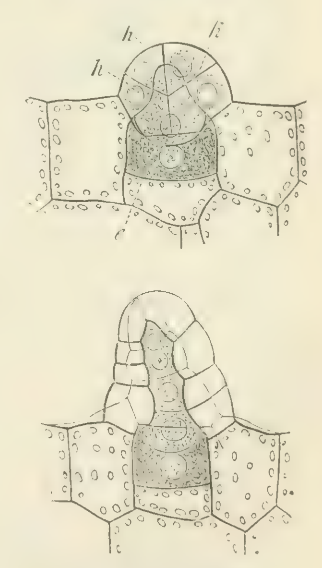


Fig. 367. Junge Archegonien des Farns Pteris serrulata; *e* die Eizelle, *h h* Hals, *k* die Halskanalzelle. Nach STRASBURGER.

mittlere Zelle zugespitzt und zwischen die Halszellen eingedrängt: dieser Theil grenzt sich durch eine Querwand ab und bildet hier eine einzige Halskanalzelle, die sich mit dem Halse verlängert und ihn ausfüllt, wobei sie noch einige Zellkerne auftreten lässt. Die Centralzelle theilt sich durch

eine Querwand in eine obere kleinere Bauchkanalzelle und in die viel größere sich abrundende Eizelle. Die beiden Kanalzellen lösen sich unter Verschleimung ihrer Wände auf, der Hals öffnet sich und Schleim wird hinausgestoßen. Durch diesen Schleim aufgehalten sammeln sich die Spermatozoiden in großer Zahl vor dem Archegonium, viele dringen

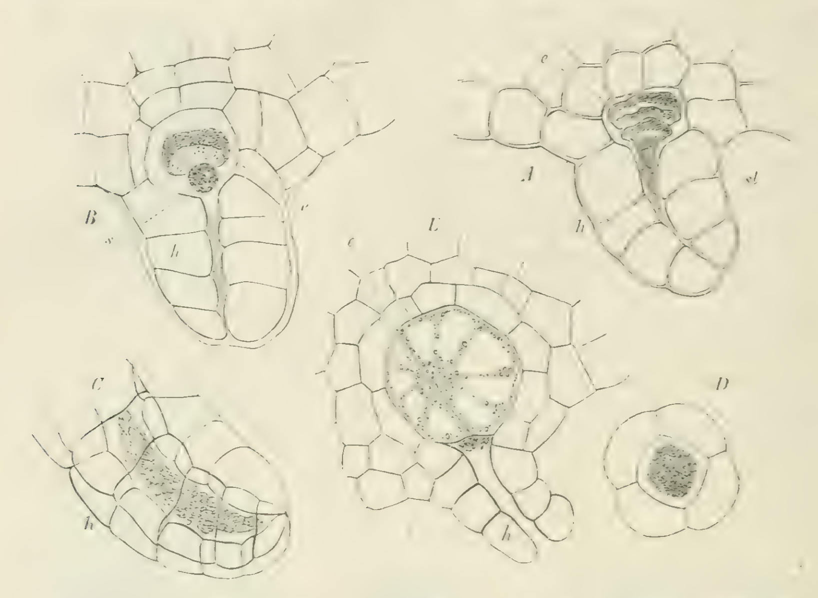


Fig. 368. Archegonium des Farns Adianthum Capillus Veneris. *A—C*, *E* im optischen Längsschnitt, *D* im optischen Querschnitt; *A*, *B*, *C* vor, *E* nach der Befruchtung. — *h* Hals des Archegoniums, *s e* verschleimte Kanalzellen, *s* in *B* die Bauchkanalzelle, *e* die Eizelle, *e* bei *E* der zweizellige Embryo. 800fach vergrößert. Nach Sachs.

in den Halskanal und einzelne gelangen bis zur Eizelle, mit der sie an einem dem Hals zugekehrten helleren Fleck (Empfängnissfleck) verschmelzen und in ihr verschwinden. Nach dieser Befruchtung beginnen an der Eizelle Theilungen, und sie entwickelt sich dadurch zum Embryo.

I. Unterabtheilung.

Moose, Muscineï (Bryophyta).

§ 136. Die aus den Sporen entstehende proembryonale Generation erscheint hier anfänglich als ein Vorkeim (Protonema), welcher bei den Laubmoosen meist conferveнähnlich (der Algengattung Conferva ähnlich), bei den Lebermoosen meist klein und nicht scharf abgegrenzt ist; als seitliche oder endständige Sprossung geht aus dem Protonema erst der vollkommnere Zustand der proembryonalen Generation hervor in der Form der eigentlichen Moospflanze; doch erreicht auch diese meist keine

bedeutende Massenentwickelung. Sie ist entweder ein flacher, der Unterlage angehefteter, an der Oberseite mit chlorophyllhaltigen Zellen ausgestatteter Thallus mit unterdrückter Blattbildung oder ein dünner, meist vielverzweigter und mit kleinen einfach gebauten grünen Blättern besetzter Stengel. Sie wächst wie der Thallus der Algen mittelst einer Scheitelzelle und zeigt ähnliche sehr einfache Gewebebildung; durch zahlreiche haarförmige Wurzeln (Rhizoiden) wird die Moospflanze an der Unterlage befestigt.

Die proembryonale Generation, also die Moospflanze, erzeugt die Geschlechtsorgane. Wenngleich schon seit Hedwig (1781) die Antheridien und Archegonien der Moose bekannt waren, auch Unger (1834) hier die Spermatozoiden entdeckt hatte, so wurden diese Gebilde als Geschlechtsorgane doch zuerst 1851 durch Hofmeister erkannt. Antheridien und Archegonien stehen meist in Mehrzahl beisammen, bei den thallodischen Formen an der Oberfläche des Thallus oder auf besonderen metamorphosirten Zweigen desselben (wie bei den Marchantiaceen), bei den stengelförmigen Muscineen am Scheitel oder an der Seite des Stengelchens, oft in den Blattaxeln. Die Antheridien sind kurz- oder langgestielte, kugelige oder längliche Körperchen mit sehr zahlreichen kleinen spermatozoidenbildenden Innenzellen. Die Zellen der Antheridienwand enthalten meist Chlorophyllkörner, die aber später oft gelb oder roth sich färben. Das Spermatozoid ist überall ein mehr oder minder gekrümmter Faden mit dickerem Hinterende und zugespitztem, zwei lange feine Cilien tragendem Vorderende. Die Archegonien sind flaschenförmig, mit langem Hals, der hier vor der Reife mit einer Reihe Kanalzellen durchzogen ist, im Uebrigen von der bereits beschriebenen Beschaffenheit.

Aus der befruchteten Eizelle im Archegonium entsteht der Embryo, ein mehrzelliges, meist ei- oder spindelförmiges Körperchen. Dem Wachsthum desselben folgend erweitert sich der Archegoniumbauch und stellt nun das als Haube (Calyptra) bezeichnete Organ dar, welches den Embryo mehr oder weniger lange Zeit einschließt. Die embryonale Generation führt den Namen Sporogonium oder die Moosfrucht; es ist ein Gebilde, welches noch keine Gliederung in Axe und Blattorgan besitzt, sondern nur eine stiellose oder gestielte Kapsel (Mooskapsel) darstellt, in welcher die Sporen zu je vier durch Viertheilung von Mutterzellen entstehen. Stets bleibt das Sporogonium zeitlebens, d. h. bis zur Reifung seiner Sporen im Zusammenhange mit der proembryonalen Generation und wird von derselben ernährt, auch dann, wenn es aus dem Archegoniumbauche durch Zerreißung der Calyptra hervorwächst; der untere Theil des Sporogoniums entwickelt sich meist zu einem sogenannten Fuß, welcher sich häufig ins Gewebe des Vegetationskörpers einbohrt und mit ihm verwächst; davon ist die eigentliche Kapsel und deren Stiel, die meist offen hervortreten, unterschieden.

Die Sporen, welche im Moos-Sporogonium erzeugt werden, sind stets von einerlei Art (isospor). Sie haben, entsprechend der Lage der vier Sporen in der Mutterzelle eine rundlich-tetraedrische Gestalt; die drei

Innenflächen sind meist durch drei Leisten verbunden. Der Inhalt besteht aus Protoplasma mit Chlorophyll, Stärke und fettem Oel. Sie haben ein dünnes cuticularisirtes Exosporium oder Exine, welche bei der Keimung von der inneren Zellhautschicht, dem Endosporium oder der Intine durchbrochen wird. An manchen Lebermoossporen hat LEITGEB noch eine dem Exosporium aufgelagerte, mit faltigen Auftreibungen von netzförmiger Anordnung versehene Außenhaut oder Perinium nachgewiesen; auch die drei Leisten können von Faltungen der Außenhaut gebildet werden.

Das Sporogonium zeigt in der aufsteigenden Reihe der Muscineen eine allmähliche Vervollkommnung: auf den niedrigsten Stufen noch sein ganzes Dasein im Archegoniumbauche zubringend, tritt es weiterhin ans Tageslicht hervor, indem es an seinem dem Archegoniumhalse zugewandten Scheitel eine Zeit lang fortwächst und so bereits zu einem polaren Pflanzenkörper wird, der durch weiteres Wachsthum aller Theile und Differenzirung in Stiel und Kapsel sich immer ansehnlicher gestaltet; und während es bei den niederen Familien noch gänzlich ohne Chlorophyll und daher in seiner Ernährung noch völlig von der proembryonalen Generation abhängig ist, erreicht es endlich sogar unter Auftreten von Assimilationsgewebe in den peripherischen Theilen und Bildung von echten Spaltöffnungen (I., S. 143), die hier zum ersten Male im Pflanzenreiche sich zeigen, seine vollkommenste Form, in welcher es nun auch durch eigene Assimilation eine gewisse Selbständigkeit in physiologischer Beziehung gewinnt. Wenn es sich nun auch noch nicht bis zur Differenzirung von Axe und Blattorgan vervollkommnet, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass das Sporogonium der Moose das Prototyp des geschlechtlich erzeugten Pflanzenstengels der höheren Gewächsklassen vorstellt. Für das natürliche System der Muscineen bietet daher das Sporogonium die wichtigsten Merkmale.

§ 137. 1. Klasse. **Lebermoose. Hepaticae.** Die proembryonale Generation beginnt meist ohne scharf abgegrenztes Protonema und ist fast immer dorsiventral, nämlich auf dem Substrate kriechend und daselbst mittelst Rhizoiden, die aus der Unterseite entspringen, befestigt, entweder thallusförmig oder stengelförmig, im letzteren Falle mit grünen Blättern ohne Nerven. Das Sporogonium bleibt in der Wandung des Archegoniums entweder ganz eingeschlossen oder durchbricht dasselbe an der Spitze, so dass letzteres als kleines Scheidchen (vaginula) um die Basis des Sporogoniums zurückbleibt, aber keine Haube bildet. Das Sporogonium besitzt mit Ausnahme der höchst stehenden Anthocerotaceen noch keine chlorophyllführenden Gewebe und ist also selbständiger Assimilation noch nicht fähig.

Der thallusförmige Mooskörper wird auch Laub (frons) genannt; er stellt eine flache oder krause, mehr oder minder dichotom verzweigte bandförmige Gewebeplatte dar, welche auf der Mittellinie ihrer Unterseite Wurzelhaare (Rhizoiden) trägt, die bei den Ricciaceen und Marchantiaceen mit zapfenförmigen Zellhautverdickungnn (I. S. 74, Fig. 39) versehen sind. Blattbildungen fehlen diesem Thallus oft ganz; als

unscheinbare farblose, schuppenförmige Anhängsel, die aus einer einfachen Zellschicht bestehen und auf der Mitte der Thallusunterseite sitzen, treten sie in einer oder in zwei Reihen auf bei Riccia, bei den Marchantiaceen, bei Blasia etc. Bei Metzgeria ist der Thallus eine einfache Zellschicht, bei den anderen mehrschichtig, oft in der Mitte so dick, dass er eine Mittelrippe bildet und nach den Rändern zu sich verdünnt. Das Gewebe der Oberseite ist chlorophyllreich, das der Unterseite farblos. Durch eine ausgeprägte Gewebedifferenzirung sind die Ricciaceen und Marchantiaceen ausgezeichnet. Bei Riccia glauca und anderen Arten wachsen auf der Rückenseite des Thallus Reihen chlorophyllhaltiger Zellen rechtwinklig zur Thallusfläche empor, wobei sie lufterfüllte enge Intercellularkanäle zwischen sich lassen, welche an der Oberfläche münden (Fig. 379, S. 174). Bei anderen Ricciaceen und besonders bei den Marchantiaceen liegt auf der Rückenseite ebenfalls ein von Lufträumen durchzogenes

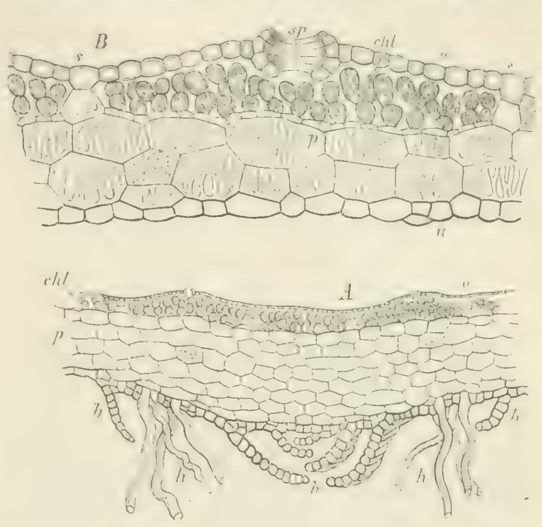


Fig. 369. Querschnitt durch den Thallus von Marchantia polymorpha. *A* mittlere Partie, auf der Unterseite mit den Blättern *b* und den Wurzelhaaren *h*, 30fach vergrößert. *B* Randpartie des Thallus, stärker vergrößert. *o* Epidermis der Oberseite, *u* der Unterseite, *p* farbloses netzartig verdicktes Parenchym, *chl* die chlorophyllhaltigen Zellen, *sp* Spaltöffnung, *s* Scheidewände zwischen den breiten Intercellularräumen. Nach Sachs.

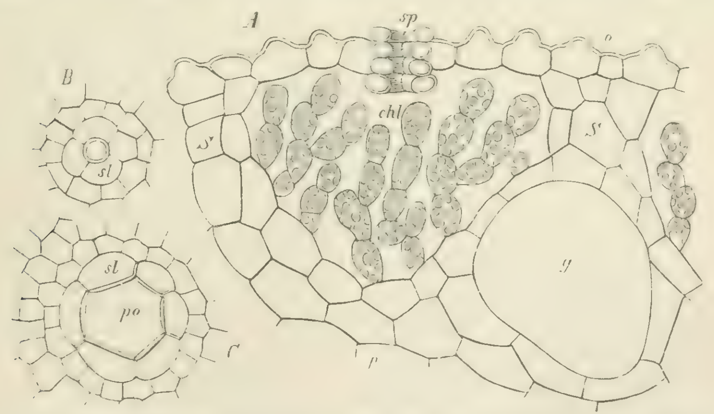


Fig. 370. *A* Ein Stück des Marchantia-Thallus von Fig. 369 *B* stärker vergrößert. *S* Scheidewand zwischen den Athemhöhlen mit ihren Chlorophyllzellen *chl*; *g* schleimführende Parenchymzelle, *o* Epidermis, *sp* Spaltöffnung. — *B* und *C* junge Spaltöffnungen von oben gesehen. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

Assimilationsgewebe, welches aber nach außen von einer besonderen Epidermis abgeschlossen wird, die von eigenthümlichen Athemöffnungen durchbohrt ist (Fig. 369 u. 370). Letztere sind anatomisch von echten Spaltöffnungen wesentlich verschieden; sie werden gebildet von mehreren concentrischen Kreisen von Zellen, die in der Fläche der einschichtigen Oberhaut gelegen sind (Fegatella) oder von mehreren Stockwerken ringförmig angeordneter Zellen (z. B. bei Marchantia Fig. 370). Jede dieser Athem-

öffnungen steht in der Mitte eines rhombischen Feldes; diese Felder sind die Stellen der Epidermis, welche die gleichgestalteten Lufträume überwölbt, aus deren Boden die chlorophyllhaltigen Zellen confervenähnlich hervorsprossen (Fig. 370). Die Luftkammern entstehen auch wirklich durch Ueberwölbung seitens der Epidermis: hinter dem Scheitel bilden sich an der Rückenseite des Thallus Grübchen, welche sich vertiefen und erweitern und bald durch die benachbarten Partien überwachsen werden, wobei die Athemöffnungen als die offen bleibenden engen Mündungen dieser Höhlen sich erweisen. — Die Scheitelregion jedes Thallussprosses liegt in einer vorderen Einbuchtung (Fig. 371), die durch das raschere Wachsthum der rechts und links vom Scheitel liegenden Partien erzeugt wird, während die hinter dem Scheitel in der Mittellinie des Sprosses liegenden Gewebemassen langsamer in die Länge wachsen. In der Einbuchtung liegt eine Scheitelzelle oder auch wohl eine Anzahl solcher neben einander; sie werden durch nach rechts und links (Fig. 372 u. 373) oder auch durch auf- und abwärts geneigte Wände segmentirt. Hier findet auch

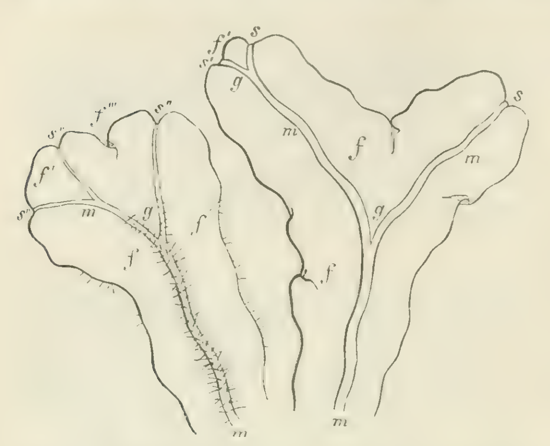


Fig. 371. Metzgeria furcata, rechts von der Oberseite, links von unten gesehen; m Mittelnerv, s, s', s'' die Scheitelregion; $f\ f$ flügelförmige einschichtige Ausbreitung, f', f'', f''' Entwickelung derselben bei der Verzweigung; etwa 70fach vergrößert. Nach SACHS.

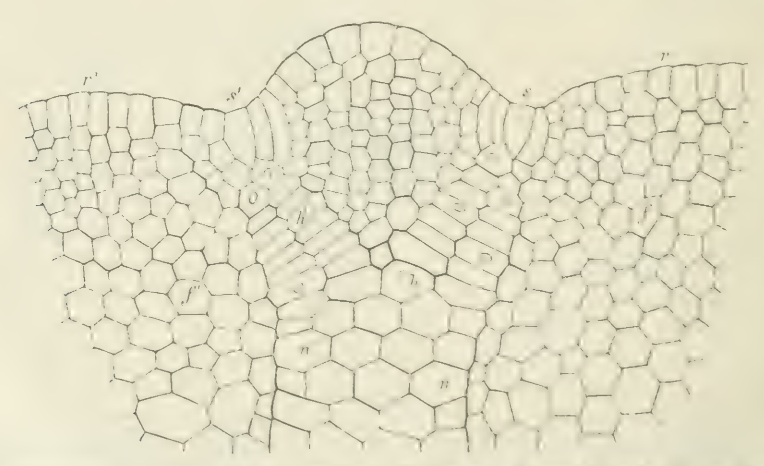


Fig. 372. Scheitelregion des in Dichotomie begriffenen Thallus von Metzgeria furcata, von der Fläche gesehen. Der Thallus besteht aus einer einzigen Zellschicht $f\,f$, die von einer drei bis sechs Zellschichten dicken Mittelrippe $n\,n$ durchzogen wird; s, s' die Scheitelzellen. Nach KNY.

die normale Verzweigung in Form von Dichotomie und zwar dadurch statt, dass der Scheitel sich verbreitert und dann aus seiner Mitte eine Gewebepartie, ein Mittellappen hervorsprosst, der den ursprünglichen Vegetationspunkt in zwei neue theilt

Fig. 371, 372, 373. Der Scheitel ist außerdem oft noch von keulenförmigen Haaren verhüllt, von welchen eine Schleimabsonderung ausgeht. Besondere Schleimzellen

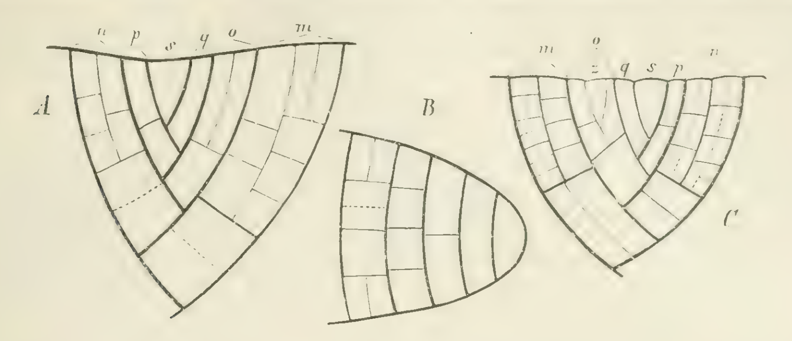


Fig. 373. Schematische Darstellung der Segmentirung der Scheitelzelle und der ersten Theilungen in den Segmenten von Metzgeria furcata. *A* Scheitel von der Fläche gesehen, *B* im senkrechten Längsschnitt; *C* ein in Dichotomie begriffener Scheitel, *s* die Scheitelzelle, *q q* die zweitjüngsten, *o*, *n*, *m* die nächstälteren Segmente; in dem drittjüngsten Segmente *o* entsteht eine neue Scheitelzelle *z*. Nach Kny.

finden sich im Gewebe des Thallus der Marchantiaceen, dagegen Schleimhöhlen, die nach außen durch eine Spalte geöffnet sind, und in denen Nostockolonien symbiotisch sich einnisten (I. S. 274), bei Anthoceros.

Stengelförmig sind mehrere Gattungen der Jungermanniaceen; ihr Vegetationskörper ist ein dünnes fadenförmiges Stämmchen mit scharf abgegrenzten Blättern, meist dorsiventral, nämlich dem Substrate mehr oder weniger dicht anliegend und durch Wurzelhaare darauf befestigt (Fig. 384 *A*, S. 176). Die Blätter stehen in drei Reihen, zwei auf den Flanken, eine an der Unterseite; letztere, Amphigastrien genannt, sind meist kleiner als die andern, bisweilen auf haarförmige Bildungen reducirt, und fehlen oft ganz. Die seitenständigen Blätter sind meist schief zur Stammaxe inserirt und oft halbirt oder zweilappig mit ungleichem Ober- und Unterlappen, wobei der letztere oft dem ersteren so anliegt, dass er mit ihm eine Art Tasche bildet, oder der Unterlappen allein eine taschenförmige Gestalt annimmt, Bildungen, durch die wahrscheinlich die Pflanze befähigt wird, längere Zeit Wasser festzuhalten. Der anatomische Bau ist sehr einfach; wie der Stengel aus ziemlich gleichartigen, langgestreckten Zellen besteht, so sind die Blätter einfache Zellflächen, denen selbst der bei den Laubmoosblättern gewöhnliche Mittelnerv fehlt. Der Stengel hat eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, welche drei Reihen von Segmenten erzeugt, die den Blättern den Ursprung geben. Nach Leitgeb theilen sich die seitlichen Segmente, bevor sie in eine Papille auswachsen, durch eine Längswand in eine rückensichtige und eine

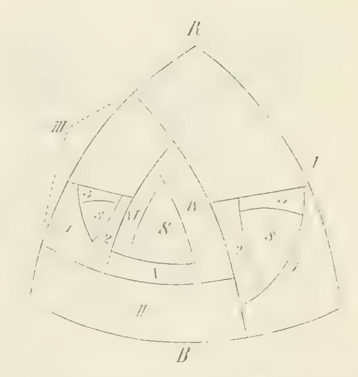


Fig. 374. Schema der Verzweigung solcher Jungermannieen, deren Seitensprosse an Stelle des Unterlappens der Oberblätter auftreten, in der Scheitelansicht des Stammes; *s* Scheitelzelle. *I—VI* die successiv jüngeren Segmente; die beiden Segmente *I* und *III* sind bereits durch je eine Längswand in eine rücken- und eine bauchständige Hälfte getheilt; in der letzteren constituirt sich durch die successiven Theilungen *1*, *2*, *3* die neue Scheitelzelle *S* des Seitensprosses, während aus der rückenständigen Hälfte je ein halbes Oberblatt, aus den anderen nicht sprossbildenden Segmenten ganze zweilappige Blätter entstehen. *R* Rücken-, *B* Bauchseite. Nach Leitgeb.

bauchsichtige Hälfte; aus diesen geht der obere und der untere Lappen des Blattes hervor, und wenn der Stengel Zweige bildet, so entsteht auch die Scheitelzelle des Zweiges aus der bauchsichtigen Segmenthälfte (Fig. 374). Außerdem können auch auf der Unterseite des Stengels Zweige entstehen, und zwar nach LEITGEB endogen, nämlich aus einer unter der Oberflächenzellschicht des Stengels gelegenen Mutterzelle. Die so entstehenden Zweige sind bei manchen Gattungen die alleinigen Träger der Geschlechtsorgane oder werden zu kleinblätterigen peitschenförmigen Aesten.

Die Entwickelung dieser Moospflänzchen aus der Spore vollzieht sich unter Bildung eines meist unbedeutenden Vorkeimes. Die Spore wächst zu einem kurzen Faden aus, der nach einigen Quertheilungen eine zur Fadenaxe geneigte Wand auftreten lässt, wodurch die Bildung der Scheitelzelle des Stengels eingeleitet wird. Oder die Spore wächst zu einem ellipsoidischen Zellkörperchen (Pellia) oder zu einer kleinen kuchenförmigen Zellfläche (Radula, Frullania) aus, an deren Ende oder Rande die Bildung des Stengels erfolgt. Die Marchantien bilden einen dem Lichte entgegenwachsenden Keimschlauch, der an seiner anschwellenden Spitze sich senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes verbreitert zu einer Keimscheibe, an deren Rande sich das Pflänzchen entwickelt.

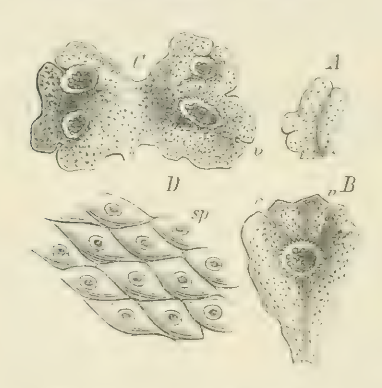


Fig. 375. Marchantia polymorpha, wenig vergrößert. *A*, *B*, junge Sprossen, *C* die zwei aus einer Brutknospe entstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern; *vv* die eingebuchtete Scheitelregion. *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* die Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergrößert). Nach SACHS.

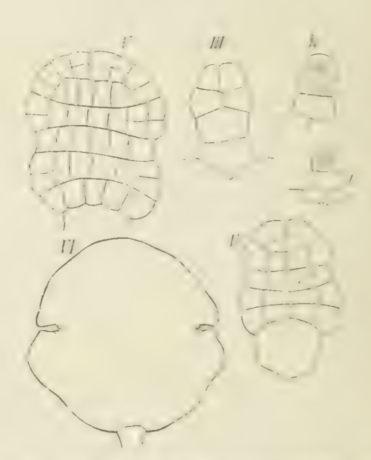


Fig. 376. Entwickelung der Brutknospen von Marchantia nach der Folge von *I*—*VI*. Nach SACHS.

Manche Lebermoose erzeugen zur vegetativen Vermehrung dienende Brutknospen. An Blättern der Jungermannieen lösen sich oft zahlreiche einfache Zellen des Blattrandes ab und keimen zu neuen Pflanzen aus. Bei einigen thallosen Lebermoosen stehen auf der Oberseite des Laubes besondere Behälter, flaschenförmige bei Blasia, niedrig becherförmige bei Marchantia (Fig. 375), mondsichelförmige bei Lunularia, in deren Grunde Papillen hervorsprossen, deren Endzelle sich zu einem platten grünen Gewebekörper umformt (Fig. 376). Bei Marchantia und Lunularia haben diese Brutknospen rechts und links eine Einkerbung, aus der die ersten flachen Sprosse entspringen, wenn die abgelösten Brutknospen unter die Bedingungen der Keimung gebracht werden, wozu feuchte Unterlage und Licht gehören. Bei Fegatella kommen knöllchenförmige Brutknospen an der Mittelrippe alter Laubsprosse vor.

Allgemeingültiges bezüglich der Geschlechtsorgane ist folgendes hervorzuheben. Die Antheridien (Fig. 378) wie die Archegonien (Fig. 377, S. 173) entstehen immer als eine papillenförmige Auswölbung einer Zelle, die durch eine Querwand abgegrenzt wird. Behufs Bildung des Antheridiums theilt sich die Papille durch eine Querwand in eine untere und eine obere Zelle; aus jener geht der Stiel, aus

dieser der Körper des Antheridiums selbst hervor. Bei der Bildung der Archegonien theilt sich die Papille auch meist in eine untere und obere Zelle; jene bildet den Stiel oder Fuß, diese ist die Mutterzelle des Archegoniums. Letztere zerfällt durch drei Längswände in drei äußere Zellen und eine sie überragende mittlere Zelle, die wieder durch eine Querwand in eine Deckelzelle und eine innere Zelle zerfällt. Aus den drei äußern Zellen gehen durch radiale Längswände 5—6 Hüllzellen hervor. Indem nun letztere sowohl wie die Innenzelle durch je eine Querwand getheilt werden, bilden sich zwei Stockwerke von Zellen; das untere wird zum Bauch, das obere zu dem langen Hals des Archegoniums mit 4—16 Halskanalzellen. Die innere Zelle des Bauches ist die Centralzelle, aus welcher, wie oben erwähnt, die Eizelle und die Bauchkanalzelle hervorgehen. Die Deckelzelle theilt sich in 5—6 Deckzellen des Halses. Weitere Längs- und Quertheilungen vollenden endlich die ein- oder zweischichtige Bauchwand, während zugleich die ursprüngliche Stielzelle Längs- und Quertheilungen erleidet.

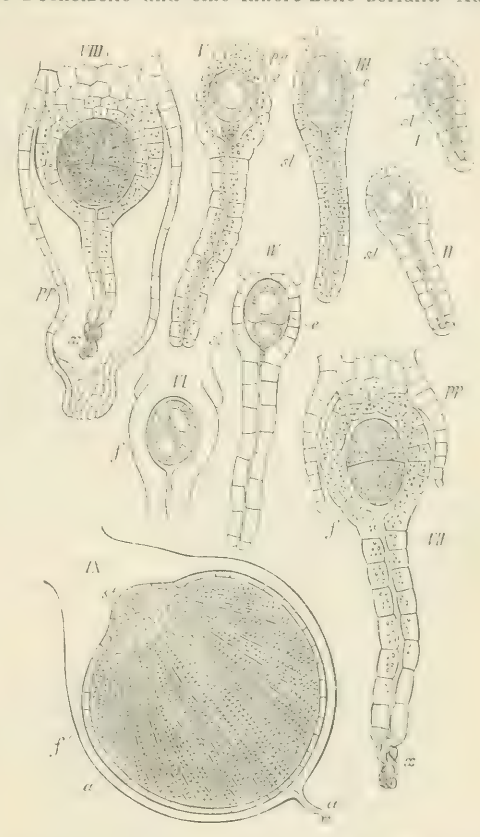


Fig. 377. Archegonien und Entstehung des Sporogoniums von Marchantia polymorpha (vgl. Fig. 382). *I* und *II* junge Archegonien, *III*, *IV* nach Auflösung der axilen Zellreihe des Halses, *V* eben zur Befruchtung bereit: *VI*—*VIII* nach der Befruchtung sind die Mündungszellen des Halses *x* erschlafft, der Embryo *f* zeigt die ersten Theilungen; *sl* die Bauchkanalzelle, *e* die Centralzelle oder Eizelle, *pp* das sich entwickelnde Perianthium. — *IX* unreifes Sporogonium in dem zur Calyptra ausgewachsenen Archegoniumbauche; *a* Hals des letzteren, *f* Wandung der Sporenkapsel, *st* deren Stiel; im Innern der Sporenkapsel sind die langen, strahlig angeordneten Fasern der jungen Elateren, dazwischen die Sporen. *I*—*VIII* 300fach, *IX* etwa 30fach vergrößert. Nach Sachs.

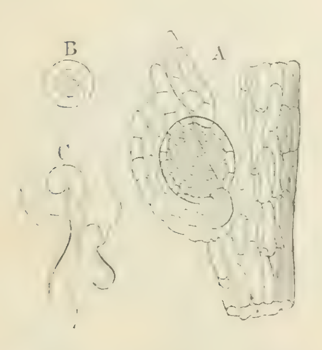


Fig. 378. Jungermannia bicuspidata. *A* Stück eines Stengels mit einem Blatte, in dessen Axel ein kurzgestieltes Antheridium steht, 90fach vergrößert. *B* Ein Spermatozoid, noch in seiner Mutterzelle eingeschlossen, stark vergrößert. *C* zwei Spermatozoiden, schwärmend, sehr stark vergrößert.

1. Familie. Ricciaceae. Thallus flach, auf der Erde angewurzelt oder schwimmend, das an der Rückenseite befindliche Assimilationsgewebe von nach außen mündenden Lufträumen durchzogen (Fig. 379). Geschlechtsorgane durch Einsenkung in den Thallus geschützt, indem sie durch Wachsthum des umgebenden Thallusgewebes umwallt werden, so dass sie in Höhlungen der Rückenseite des Thallus stehen, aus deren engen Oeffnungen die Spitzen der Archegonienhälse vor-

ragen 379). Das Sporogonium ist eine stiellose Kapsel, welche dauernd im Archegoniumbauche eingeschlossen und mit diesem im Thallus eingesenkt bleibt. Die Embryobildung ist daher auch eine sehr einfache: die Eizelle verwandelt sich, indem sie in acht kugeloctantische Zellen sich theilt, in einen kugeligen Embryo; nach Auftreten weiterer Zellwände wird dann eine peripherische Zellschicht als

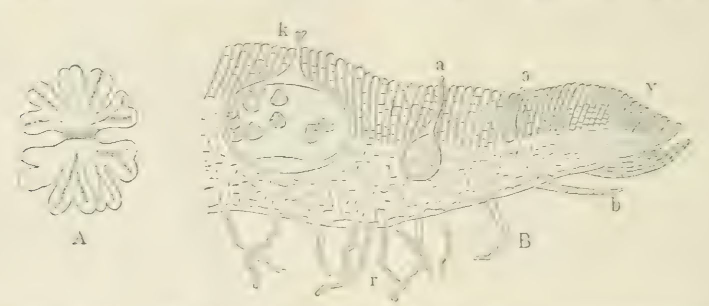


Fig. 379. Riccia glauca. *A* Eine auf der Erde wachsende Pflanze von oben gesehen, wenig vergrößert. *B* Durchschnitt durch den Thallus, *v* Vegetationspunkt, *b* die schuppenförmigen Blätter an der Unterseite, *r* Wurzelhaare. Das grüne Gewebe der Thallusoberseite entsteht aus emporwachsenden Zellreihen, welche die Geschlechtsorgane umwallen; *a* Archegonien, das kleinere noch unbefruchtet; *k* ein reifes Sporogonium, einen stiellosen, in der Laubmasse eingeschlossenen Complex von Sporen darstellend, von denen die meisten aus dem Schnitte herausgefallen, einige noch zu sehen sind. 40fach vergrößert.

dünne Kapselwand von dem centralen Gewebe oder dem Archespor abgegrenzt, welches sich gänzlich zu Sporenmutterzellen ausbildet, deren jede durch Theilung vier Sporen producirt. Durch Verwesung der Kapselwand und des Thallus werden hier die Sporen befreit. — Riccia.

2. Familie. Marchantiaceae. Thallus auf der Erde und an Steinen



Fig. 380. Marchantia polymorpha. *A* ein Thallus, *t* mit zwei männlichen Blüthenständen *hu*. *B* senkrechter Durchschnitt durch einen noch fortwachsenden männlichen Blüthenstand *hu* und den Theil des flachen Thallus *t*, aus welchem er entspringt, *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in einer Bauchrinne des Antheridienträgers; *o o* Oeffnungen der Höhlen, in denen die Antheridien *a* sitzen. *C* ein fast reifes Antheridium, *st* dessen Stiel, *w* die Wandung. *D* zwei Spermatozoiden, diese 800fach vergrößert. Nach Sachs.

wachsend, wie der der vorigen Familie mit nach außen mündenden Lufträumen und meist mit Athemöffnungen (S. 169); häufig Brutknospen. Das Sporogonium ist bereits in Stiel und Kapsel gesondert; der Stiel wiewohl sehr kurz bleibend stößt die Kapsel aus dem als Scheidchen am Grunde stehen bleibenden Archegoniumbauche hervor, und die Sporen werden durch Oeffnung der Kapselwand mit Zähnen oder mit vier Klappen oder durch Abwerfen eines Deckels ausgestreut. Die Sonderung in Stiel und Kapsel wird schon durch die erste in der Eizelle auftretende Theilungswand

eingeleitet, indem diese quer zur Axe des Archegoniums gestellt ist: aus der dem Archegoniumhals zugekehrten Zelle geht die Kapsel, aus der unteren der Stiel hervor. Im Uebrigen ist die Entwickelung ähnlich wie sie für die vorige Familie beschrieben ist; nur werden die Innenzellen der Kapsel nicht sämmtlich zu Sporenmutterzellen, sondern ein Theil von ihnen bleibt steril und entwickelt sich zu den sogen. Schleuderzellen oder Elateren, d. s. sich zuspitzende faserförmige Zellen mit spiralig verdickter Innenwand, welche sich zwischen die in einfachen oder doppelten Reihen liegenden Sporenmutterzellen einschieben. Uebrigens sind solche sterile Zellen auch schon bei manchen Ricciaceen in den Kapseln zu finden. — Die Geschlechtsorgane und daher auch die Kapseln stehen bei den Marchantiaceen meist auf besonderen, je nach Gattungen eigenthümlich gestalteten Sprossen, die man wohl als Inflorescenzen bezeichnet. Als Beispiel mögen hier die von Marchantia angeführt sein; die in unseren Figuren 380—382 gegebenen Beschreibungen werden im Wesentlichen den Bau sowohl der männlichen, wie der weiblichen Blüthenstände oder Receptacula klar machen. — Reboulia, Fegatella, Lunularia, Preissia, Marchantia.

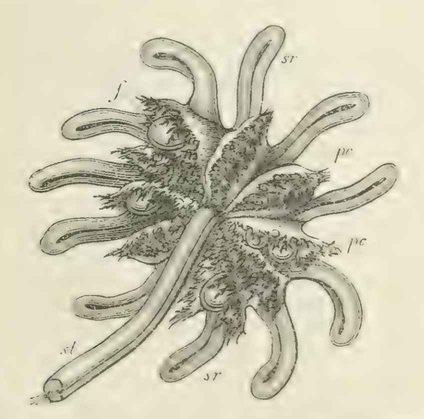


Fig. 381. Weiblicher Blüthenstand von Marchantia polymorpha, von unten seitlich gesehen; *st* Stiel, *sr* die strahligen Auswüchse des Trägers, *pc* die zwischen ihnen stehenden Hüllblätter, welche die Sporogonien *f* zwischen sich haben. Etwa 6fach vergrößert. Nach Sachs.



Fig. 382. Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Durchschnitt durch einen weiblichen Blüthenstand *hu*; *bb* Blätter, *h* Wurzelhaare in seiner Bauchrinne. *B* Grundriss eines älteren Blüthenstandes (halb) und seines Stieles *st*. *chl* chlorophyllhaltiges Gewebe, *g* große hyaline Zellen, *pc* die gemeinschaftlichen Hüllblätter, *a* unbefruchtete Archegonien, *p p* die Perianthien der befruchteten Archegonien. *C* senkrechter Tangentialschnitt durch den Blüthenstand; *a* zwei Archegonien, *pc* gemeinsame Hülle derselben. Nach Sachs.

3. Familie. Jungermanniaceae. Auf der Erde, an Baumrinden oder an Steinen, selten im Wasser wachsende Moose, theils thallus-, theils stengelförmig (frondose und foliose Jungermanniaceen), zwischen denen jedoch auch Uebergangsformen vorkommen. Das Sporogonium ist differenzirt in Stiel und Kapsel; ersterer schwillt in seinem basalen Theile zu einem verdickten Fuß an und streckt sich selbst zu bedeutender Länge, wodurch die kugelige oder längliche chlorophylllose, braunwandige Kapsel weit aus dem Archegoniumbauche erhoben wird. Diese

enthält außer den Sporen Elateren wie bei der vorigen Familie und öffnet sich meist vierklappig. Die Eizelle theilt sich zunächst in eine obere und untere Zelle; aus der ersteren gehen Stiel und Kapsel, aus der letzteren nur ein Anhängsel am Fuße des Stieles hervor. Der Embryo lässt zunächst eine Anzahl von Querscheiben unterscheiden, deren jede aus vier Zellen in Form von Cylinderquadranten besteht,

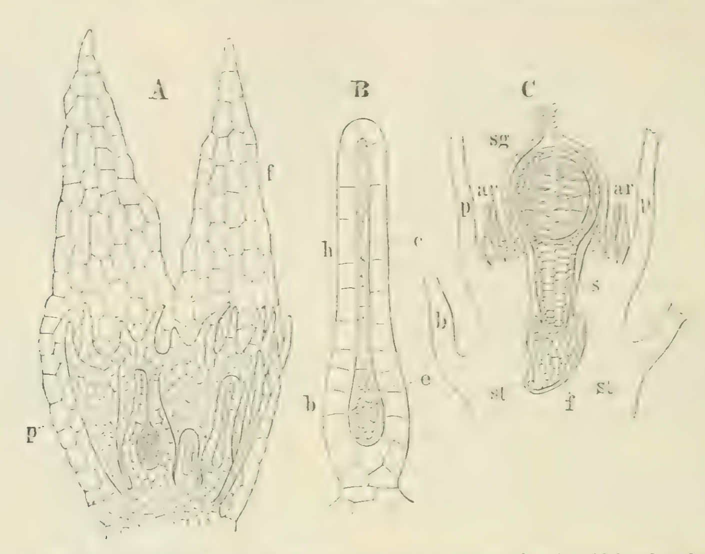


Fig. 383. Jungermania bicuspidata. *A* Längsschnitt durch die Spitze des fructificirenden Stämmchens, *f* dessen letztes Blatt, *p* das Perianthium, in der Mitte ein befruchtetes und zwei junge Archegonien. 90fach vergrößert. *B* ein unbefruchtetes Archegonium, stärker vergrößert, *b* Bauch-, *h* Halstheil, *c* Halskanal, *e* Eizelle. *C* Spitze eines fructificirenden Stämmchens *st* im Längsschnitt: *b* letztes Blatt, *p* Basis des Perianthium, *ar* unbefruchtet gebliebene Archegonien, in der Mitte ein befruchtetes, welches bereits das junge Sporogonium *sg* enthält, *s* Anlage des Stieles des letzteren, *f* dessen Fuß, der ins Gewebe des Stämmchens sich vertieft.



Fig. 384. Jungermannia bicuspidata. *A* fructificirender Stengel; der lange Stiel der Kapsel ist am Grunde vom Perianthium *c* umgeben. *B* die Kapsel mit Stiel und Perianthium *c*, in vier Klappen aufgesprungen. *C* einige Sporen und eine Elatere mit den schraubigen Verdickungsbändern. *A* und *B* wenig vergrößert. *C* 300fach vergrößert.

während der Scheitel von vier Zellen in Form von Kugeloctanten eingenommen wird; aus den letzteren oder zugleich auch noch aus den angrenzenden oberen Stockwerken geht die Kapsel, aus den unteren Zellen, die sich durch weitergehende Quertheilungen vermehren, der Stiel hervor. — Die Geschlechtsorgane bilden sich bei den frondosen Gattungen auf der Rückenseite der Sprosse, meist durch Wucherungen oder Krümmungen des Thallus, die eine Art Hülle bilden, geschützt. Die langgestielte Kapsel erscheint daher auf dem Rücken des Thallus. Bei den foliosen Jungermanniaceen sind die Antheridien gewöhnlich blattaxelständig (Fig. 378, S. 173), die Archegonien dagegen meist endständig (Fig. 383, 384), so dass sie sogar oft aus der Scheitelzelle selbst entstehen, und zwar entweder am Ende von Hauptsprossen oder von besonderen kurzen Fruchtzweigen, die häufig an der Bauchseite endogen angelegt werden und die dann gewöhnlich krugförmig sich aushöhlend den Archegonien zur schützenden Hülle werden (Calypogeia, Geocalyx).

Wo diese Umhüllung nicht eintritt (Jungermannia etc.), da werden die Archegonien von den nächstbenachbarten Blättern (Perichaetialblättern) und gewöhnlich außerdem noch von einem sogen. Perianthium verhüllt, welches als eine besondere hautartige Hülle die Archegonien umwächst und später als eine röhrenförmige Scheide erscheint, aus welcher der untere Theil des Stieles der Kapsel hervorragt (Fig. 384). — Aneura, Metzgeria, Pellia, Blasia, Frullania, Lejeunia, Radula, Mastigobryum, Calypogeia, Geocalyx, Jungermannia, Scapania.

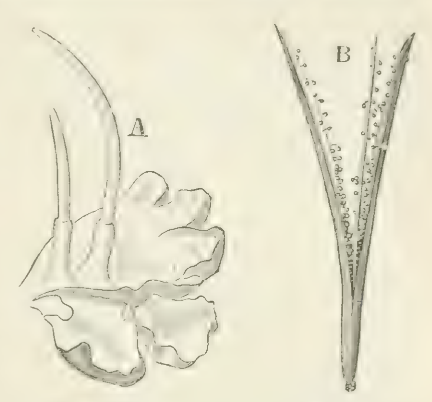


Fig. 385. Anthoceros laevis. *A* Stück des Thallus mit zwei noch unreifen Sporogonien. *B* eine reife, von oben an in zwei Klappen aufspringende Kapsel, die eine Mittelsäule und Sporen im Innern erkennen lässt. Wenig vergrößert.

4. Familie. Anthocerotaceae. Auf der Erde wachsende, thallusförmige, ganz blattlose Moose, deren Thalluszellen nur je einen großen Chlorophyllkörper, der zugleich den Zellkern verdeckt, enthalten. Die Antheridien befinden sich in anfangs geschlossenen Höhlungen in der Oberseite des Thallus. Die Mutterzelle der Archegonien bleibt im Thallusgewebe versenkt, so dass auch später kein Halstheil über den Thallus hervorragt. Von den übrigen Lebermoosen abweichend ist die Entwickelung des Sporogoniums. Während des Wachsthums des Embryo bildet der Thallus eine scheidenförmige Wucherung um denselben, welche später von diesem durchbrochen wird. Das Sporogonium hat hier keinen Stiel, sondern stellt eine lange schotenförmige Kapsel dar (Fig. 385), deren Wandung von oben nach unten fortschreitend in zwei Klappen aufspringt. Die Kapselwand besteht aus mehreren Schichten chlorophyllhaltiger Parenchymzellen und ihre Epidermis ist durch echte Spaltöffnungen ausgezeichnet. Sehr charakteristisch ist das lange dauernde intercalare Wachsthum des Sporogoniums an der Basis (Fig. 386), sowie seine innere Differenzirung: es ist von einem axilen Strange sterilen Gewebes, der sogen. Mittelsäule (columella) durchzogen; zwischen dieser und der Kapselwand befinden sich die Sporenmutterzellen untermischt mit sterilen Zellen, welche zu mehr oder weniger ausgeprägten Elateren, ähnlich denen der vorherigen Familien, sich entwickeln. Der im Thallus steckende Fuß treibt später schlauchförmige Zellen, welche in das angrenzende Thallusgewebe eindringen. Der Embryo besteht aus zwei bis drei Stockwerken quadrantisch gelagerter Zellen; aus dem untersten geht der Fuß hervor, aus den oberen die Kapsel, indem durch perikline

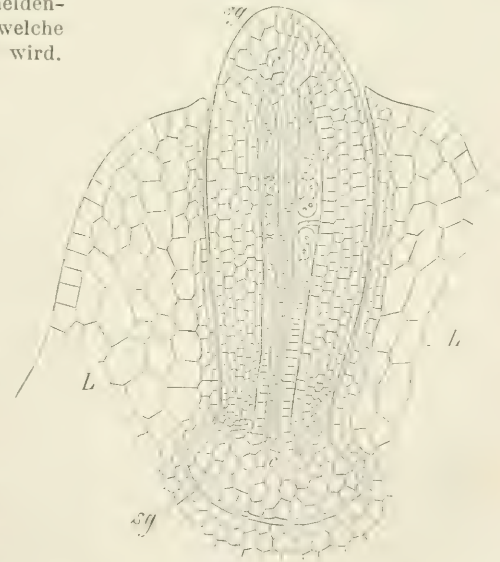


Fig. 386. Das junge Sporogonium *sg* von Anthoceros laevis. *L* die scheidenförmige Hülle, die der Thallus um den Grund des Sporogoniums bildet. 150fach vergrößert. Nach Hofmeister.

Wände Außen- und Innenzellen abgegrenzt werden. Die letzteren werden aber hier zur Columella, während die Außenzellen durch weitere perikline Spaltung das Archesporgewebe und die Kapselwand erzeugen. — Anthoceros.

Literatur. Mirbel, Recherches anat. et physiol. sur la Marchantia. Mém. de l'acad. des sc. de l'instit. de France. XIII. 1835. — Bischoff, Nova Acta Acad. Leopold. 1835. XVI. pag. 2. — Gottsche, daselbst XX. — Gottsche, Lindenberg und Esenbeck, Synopsis hepaticarum. Hamburg 1844. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung etc. der höheren Kryptogamen. Leipzig 1851. — Thuret, Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. — Kny, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik. IV. pag. 64 und V. pag. 359. — Strasburger, Befruchtung bei Marchantia. Daselbst VII. pag. 409. — Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. 1.—6. Heft. Jena 1874—1881. — Bau und Entwickelung einiger Sporen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. I. 1883. pag. 247. und Graz 1884. — Janczewsky, Bot. Zeitg. 1872. Nr. 21. — Kienitz-Gerloff, Bot. Zeitg. 1874. Nr. 11, 1875. Nr. 48, 1876. Nr. 45. — Goebel, Zur vergl. Anatomie der Marchantieen. Arbeiten des bot. Instit. Würzburg II. — Die Muscineen, in Schenk Handbuch der Botanik II. 1882. — Leclerc du Sablon, Origine des spores et des élatères chez les Hépatiques. Compt. rend. 1885. pag. 1391. — Formation des anthérozoides des Hépatiques. Daselbst 1888. No. 12. — Karsten, Beitr. z. Kenntn. von Fegatella conica. Botan. Zeitg. 1887. — Guignard, Développement et constitution des anthérozoides. Revue générale de botanique. 1889. I.

§ 138. 2. Klasse. **Laubmoose, Musci.** Die proembryonale Generation beginnt mit ansehnlichem, meist confervenartigem Protonema, auf welchem die stets stengelförmige, meist radiär gebaute und aufrecht wachsende Moospflanze sich entwickelt, deren Blätter meist mit Mittelnerv versehen sind. Bei der Entwickelung des Sporogoniums wird fast immer die Archegoniumwand am Grunde losgelöst und als Haube (calyptra) in die Höhe gehoben. Das Sporogonium differenzirt sich in ein äußeres, zur Kapselwand werdendes Gewebe (Amphithecium) und in ein inneres Gewebe (Endothecium); aber niemals wird das letztere ganz zur Sporenbildung verwendet, ein großer Theil des mittleren Gewebes bleibt als Mittelsäule (columella) übrig. Elateren werden aber nicht mehr gebildet. Häufig besitzt die Kapsel in gewissen Geweben Chlorophyll und ist dann also zugleich selbständiges Assimilationsorgan.

Das Protonema ist mit Ausnahme der Sphagnaceen und Andreäaceen, wo es durch seine flächig ausgebreitete oder bandartige Gestalt mehr an die Lebermoose erinnert, confervenartig, d. h. es bildet gegliederte und verzweigte Fäden (Fig. 387), die sich auf der Oberfläche des Bodens als grüne Ueberzüge ausbreiten. Bei der Keimung der Spore (Fig. 387 A) bildet die innere Sporenhaut eine schlauchförmige Ausstülpung, welche durch Spitzenwachsthum sich unbegrenzt verlängert und dabei quer- oder schiefstehende Theilungswände bildet, hinter denen der Faden in Zweige auswächst, die die gleiche Entwickelung annehmen. Die Protonemafäden sind zweierlei Art: die am Lichte an der Bodenoberfläche wachsenden sind durch ziemlich rechtwinklig zur Fadenaxe gestellte Querwände getheilt und bestehen aus Zellen mit Chlorophyllkörnern; andere, die nach unten in das Substrat wachsen, theilen sich durch schief stehende Wände, bilden kein Chlorophyll und ihre Häute nehmen eine oft dunkle Färbung an, sie stellen Wurzelhaare (Rhizoiden) dar. Bisweilen wächst schon die keimende Spore in zwei solche verschiedene Fäden aus; doch kann später jeder beliebige Vorkeimfaden bei seinem Weiterwachsen aus der einen in die andere Form übergehen. Diese zweierlei Protonemafäden dienen der Kohlensäureassimilation und der Erwerbung der Nährstoffe aus dem Substrate. Meistens verschwindet das Protonema, sobald es später die Moospflänzchen erzeugt hat; bei vielen kleineren Moosen bleibt es aber auch dann noch lebenskräftig und hat hier oft vieljährige Dauer.

Die Moosstämmchen (Fig. 388) entwickeln sich unmittelbar am Protonema meist in Mehrzahl rasenförmig beisammen. Sie entstehen gewöhnlich als Seitensprosse der Fäden; die Endzelle kurzer Fadenzweige erleidet Theilungen durch verschieden gerichtete Wände, woraus sich die Knospe eines Stengels mit der Scheitelzelle entwickelt. Die Stengel sind in der Regel dicht beblättert; die Blätter stehen meist nach $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ etc. angeordnet. Dieses hängt mit der Gestalt der Scheitelzelle des Moosstämmchens und ihrer Segmentirung zusammen, Verhältnisse, die besonders von Leitgeb ermittelt worden sind. Die Scheitelzelle ist dreiseitig pyramidal mit gewölbter, den Scheitel bildender Grundfläche; ihre Theilung erfolgt parallel den drei Seitenwänden, so dass drei Reihen von Segmenten gebildet werden (Fig. 260, S. 38; Fig. 270, S. 46). Jedes Segment wölbt sich als breite Papille nach außen und oben, diese wird



Fig. 387. Vorkeim von Laubmoosen. *A* keimende Spore von Funaria hygrometrica, durch die Außenhaut *s* ist die Innenhaut als Keimschlauch *k* hervorgewachsen. *B* entwickelter Vorkeim von Dicranum scoparium, *p* die grünen Zellreihen, bei *r* in Wurzelhaare übergehend. *C* Stück eines Vorkeimes desselben Mooses mit der Anlage eines Moosstämmchens mit seinen ersten Blättern *b* auf einem Vorkeimzweige *a*; stärker vergrößert.

durch eine perikline Wand abgegrenzt und wächst dann unter weiteren Theilungen zu einem Blatte aus, während der untere innere Theil des Segmentes unter weiteren Theilungen ein Stück des inneren Stengelgewebes erzeugt. Da nun jedes Segment ein Blatt bildet, so resultirt eine Blattstellung in drei geraden Reihen nach der Divergenz $^1/_3$, wie es z. B. bei Fontinalis der Fall ist; meistens aber greift jede neue Hauptwand auf der einen (anodischen) Seite im Sinne der Blattspirale weiter vor, so dass die Segmente schon ihrer Entstehung nach und ohne dass eine Torsion des Stengels mitwirkte, nicht in drei geraden Reihen sondern in drei Schraubenlinien liegen, also auch die daraus hervorgehenden Blätter in die Stellung $^2/_5$ etc. zu stehen kommen (Fig. 260, S. 38). Bei Fissidens geht jedoch die anfangs dreiseitige Scheitelzelle in eine zweischneidige über, die dann zwei Reihen von Segmenten bildet und dadurch die hier herrschende zweizeilige Blattstellung bedingt. Auch Schistostega hat zweizeilige Blattstellung, jedoch dreiseitige Scheitelzelle und demgemäß spiralige Anordnung der

Blätter, die erst durch Verschiebung in die zweizeilige übergeführt wird. Die Moosstämmchen zeigen oft nur insofern eine Gewebedifferenzirung, als die Zellen der äußeren Schichten enger sind und stark verdickte, oft roth oder gelbroth gefärbte Zellwände besitzen; bei vielen Moosen ist auch noch ein axiler Strang sehr enger, bald dünnwandiger bald dickwandiger Zellen zu unterscheiden (Fig. 389), von welchem aus auch manchmal Stränge nach der Basis der Blattnerven verlaufen. Die Blätter des Moosstämmchens besitzen Anfangs eine Scheitelzelle: es ist die papillöse Vorwölbung der Segmentzelle, die dem Blatte den Ursprung giebt; jedoch wird noch ein unterer Theil dieser Zelle zur Bildung äußerer Gewebeschichten des Stengels verwendet; der obere Theil der Scheitelzelle des Blattes bildet durch Theilungswände, die nach rechts und links geneigt sind, eine begrenzte Anzahl von Segmenten, welche in zwei Reihen stehen. Bald aber hört dieses Spitzenwachsthum des Blattes auf, und die Gewebebildung, die aus den Segmentzellen hervorgeht, schreitet in basipetaler Richtung fort, um an der Basis, die dann den jüngsten Theil des Blattes darstellt, schließlich aufzuhören. Die Moosblätter haben einen vom Kreisrunden durch



Fig. 388. Catharinea undulata. Stengel an der Basis kriechend und mit Rhizoiden besetzt, nach oben in Sprosse übergehend, welche die Sporogonien tragen; in natürlicher Größe. Nach SCHIMPER.

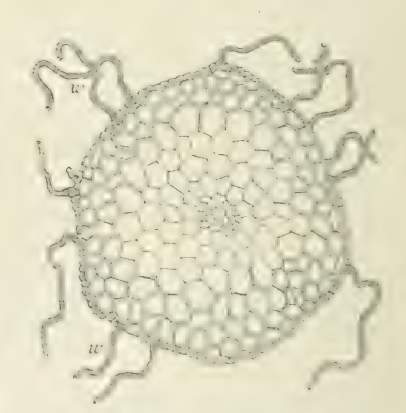


Fig. 389. Stammquerschnitt von Bryum roseum, mit Wurzelhaaren *w*. 90fach vergrößert. Nach SACHS.

lanzettliche Formen bis zum Nadelförmigen gehenden Umriss; sie bestehen aus einer einzigen Schicht polygonaler oder länglicher, chlorophyllhaltiger Zellen, sind am ungetheilten oder gezähnten Rande oft durch engere Zellen gesäumt (I., Fig. 191, S. 370) und sehr häufig von der Basis gegen die Spitze hin von einem aus mehreren Zellschichten bestehenden Mittelnerv durchzogen; auf der Oberseite des letzteren bilden sich manchmal senkrecht zur Blattfläche stehende Haare oder Zellenplatten. Die Stengel sind bald sehr kurz und einfach, bald ziemlich lang und in verschiedenem Grade verzweigt, womit .der verschiedenartige Habitus der Laubmoose zusammenhängt. Die Verzweigung ist niemals dichotom, sondern monopodial, aber

auch nicht axillär, sondern, wie Leitgeb zuerst an Fontinalis, dann auch an anderen Gattungen feststellte, in der Weise an das Blatt gebunden, dass die zur Scheitelzelle des Zweiges werdende Mutterzelle aus demselben Segment wie das Blatt hervorgeht (Fig. 270, S. 46; Fig. 374, S. 171); der Zweig entsteht unter der Mediane des Blattes, bei Sphagnum unter der kathodischen Hälfte desselben. Das Moosstämmchen ist entweder ganz oder wenigstens an seiner Basis mit einem braunen oder rothbraunen Filz von Wurzelhaaren (Rhizoiden) bekleidet. Diese entstehen als schlauchförmige Ausstülpungen der oberflächlichen Zellen des Stengels, welche sich durch Spitzenwachs-

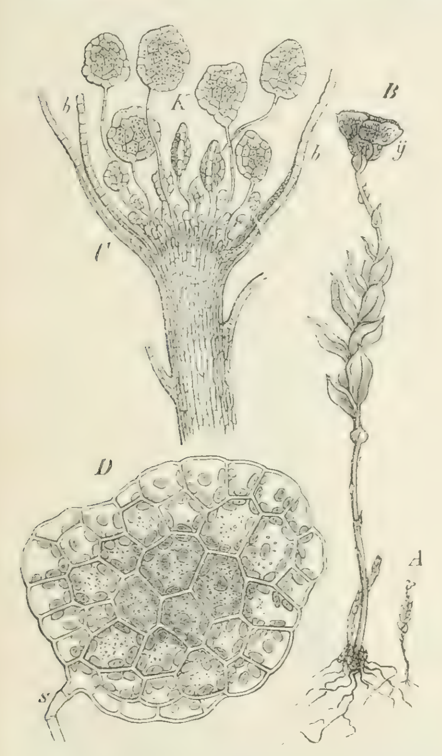


Fig. 390. Tetraphis pellucida. A eine Brutknospen bildende Pflanze, in natürlicher Größe. B dieselbe vergrößert, y der Kelch in welchem die Brutknospen enthalten sind. C Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, b Kelchblätter, K die Brutknospen in verschiedenen Entwickelungsstadien. D eine reife Brutknospe, am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend. 500fach vergrößert. Nach Sachs.

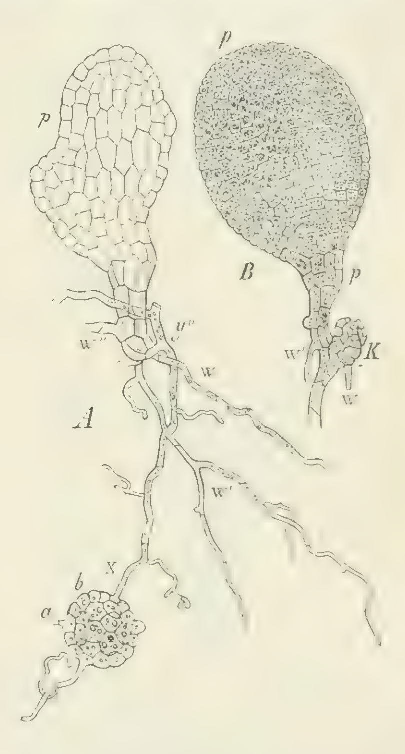


Fig. 391. Tetraphis pellucida. A zeigt bei b eine gekeimte Brutknospe, von welcher eine Randzelle in den Protonemafaden $x y$ ausgewachsen ist, der bei p einen Flächenvorkeim gebildet hat, woran die Wurzelhaare w, w', w''. B ein Flächenvorkeim p, aus dessen Basis eine Stengelknospe K und Wurzelhaare w, w' hervorsprossen. 100fach vergrößert. Nach Sachs.

thum verlängern, durch schiefe Wände sich gliedern und vielfach verzweigen, sie stimmen also mit den gleichnamigen Organen des Protonema überein; gleich den Wurzelhaaren der höheren Pflanzen dringen sie in das Substrat ein oder verwachsen mit den Körnchen desselben.

Vegetative Vermehrung tritt bei den Laubmoosen sehr mannigfaltig und ausgiebig auf. Der Wurzelfilz der Moosstämmchen gleicht den Rhizoiden des Protonema auch darin, dass die Fäden dem Lichte ausgesetzt in der Form grüner Protonemafäden sich weiter entwickeln können. Arten von Polytrichum, Mnium, Bryum, Barbula etc. erzeugen an Böschungen von Hohlwegen etc. oft ausgedehnte solche

secundäre Protonemarasen, aus denen Hunderte von neuen Moospflanzen erwachsen können. Selbst unmittelbar an den Rhizoiden können Stengelknospen entstehen oder auch kleine knollige, mit Reservestoffen erfüllte Körperchen, aus denen unter günstigen Umständen eine Stengelknospe hervorgehen kann. Die Blätter vieler Laubmoose haben, theils wenn sie abgeschnitten und feucht gehalten werden, theils auch in Verbindung mit der Pflanze, die Neigung ihre Zellen in Protonemafäden auswachsen zu lassen. Selbst an Theilen des Sporogoniums ist dies beobachtet worden. Besondere Brutknospen, die an diejenigen der Marchantiaceen erinnern, nämlich gestielte Zellkörperchen von zweispitziger oder linsenförmiger Gestalt, kommen bei Aulacomium androgynum auf dem Gipfel einer blattlosen Verlängerung des belaubten Stämmchens vor, bei Tetraphis pellucida eingehüllt von einem mehrblättrigen zierlichen Kelch, aus welchem sie später herausfallen, um auf dem Boden unter Auswachsen ihrer Randzellen in Protonemafäden zu keimen (Fig. 390, 391).



Fig. 392. Polytrichum commune. *A* männliche Pflanze mit einem älteren durchwachsenen Antheridienstand *a* und einem jüngeren *b*, in natürlicher Größe. *B* Längsschnitt durch einen Antheridienstand; *a* Antheridien, *b* Perichätialblätter, *p* Paraphysen, vergrößert.



Fig. 393. Funaria hygrometrica. *A* aufplatzendes Antheridium, *a* die ausgestoßenen Spermatozoiden, 350fach vergrößert. *B* letztere 800fach vergrößert, *b* im Bläschen, *c* freies Spermatozoid von Polytrichum, Nach Sachs.

Die Geschlechtsorgane stehen in Mehrzahl beisammen auf dem Gipfel der Hauptaxe oder von Seitenaxen, umgeben von besonders geformten Hüllblättern oder Perichätialblättern und vermischt mit haarförmigen Bildungen, sogenannten Paraphysen (Fig. 392). Man pflegt solche Vereinigungen der Kürze wegen eine Blüthe zu nennen. In einer solchen kommen nun entweder Antheridien und Archegonien zusammen vor (bisexuelle Blüthe) oder nur eine Art von Geschlechtsorganen). in letzterem Falle sind nun die Blüthen entweder monöcisch oder diöcisch; letzteres z. B. bei Polytrichum, Funaria, Dicranum etc., wo die männlichen Pflänzchen kleiner und durch ihre endständige scheibenförmige Blüthe gekennzeichnet sind (Fig. 392). Die Antheridien sind gestielte, meist lang keulenförmige, bei den Sphagnaceen fast kugelige Säcke von dem bereits oben beschriebenen Baue (Fig. 393). Ihr Entstehungsort ist nach Leitgeb ein verschiedener: in den Blüthen von Fontinalis und wahrscheinlich auch der anderen Laubmoose erzeugen sowohl die Scheitelzelle als auch deren Segmente, als auch weiter vom Scheitel entfernte Oberhautzellen die

Antheridien; bei Sphagnum entsteht die Mutterzelle des Antheridiums in Bezug auf das Blatt genau an dem Orte, wo sonst ein Zweig entsteht. Das gleiche ist bei Polytrichum der Fall, nur steht hier immer eine Gruppe von Antheridien, die nach LEITGEB als metamorphosirter Zweig aufzufassen ist. Die Antheridienanlage wächst bei Fontinalis, Andreaea und wahrscheinlich den meisten Laubmoosen durch eine Scheitelzelle, die zwei alternirende Reihen von Segmenten bildet, die dann durch antikline und perikline Wände in innere und äußere Zellen zerlegt werden; aus jenen entsteht das spermatozoidenbildende Gewebe, aus diesen die einschichtige Wand des Antheridiums. Bei Sphagnum entsteht der lange Stiel durch Quertheilungen der fortwachsenden papillenförmigen Mutterzelle; die Segmentzellen theilen sich übers Kreuz, die Endzelle schwillt an und wird durch Theilungen in verschiedenen unregelmäßigen Richtungen zu einem Gewebekörper, der sich ebenfalls in eine einschichtige Wand und in ein kleinzelliges spermatozoidenbildendes Gewebe differenzirt. Die Archegonien besitzen einen ziemlich langen Fuß und einen aus zwei oder vier Zellschichten bestehenden Bauchtheil, über dem sich ein langer aus vier bis sechs Zellreihen bestehender Hals erhebt; bezüglich der Entstehung der Eizelle und der Bauch- und Halskanalzellen stimmen sie mit denen der Lebermoose überein. Sie gehen bei Sphagnum und ebenso auch bei den typischen Laubmoosen aus der Scheitelzelle des blühenden Sprosses und deren jüngsten Segmenten hervor; die Mutterzelle bildet eine Ausstülpung, die durch eine Querwand sich theilt; in der oberen Zelle entstehen dann zwei entgegengesetzt geneigte schiefe Wände; die obere der so gebildeten Zellen zeigt nun dieselben Theilungen wie bei den Lebermoosen, nur mit dem Unterschiede, dass die durch die erste Quertheilung erzeugte obere Zelle, aus welcher bei den Lebermoosen selbst schon die Deckelzellen hervorgehen, hier erst als Scheitelzelle durch successive Theilungen einige Stockwerke von Zellen erzeugt, wodurch der hier ziemlich lange Hals gebildet wird.

1. Familie. Sphagnaceae, Torfmoose. Die reiche Protonemabildung der typischen Laubmoose fehlt hier; die Sporen bilden beim Keimen im Wasser einen verzweigten Vorkeimfaden, auf fester Unterlage einen flächenförmigen Vorkeim, auf welchem die Stengelknospen entstehen (Fig. 394). Die Stengel besitzen eine charakteristische Zweigbildung (Fig. 395, S. 184): neben jedem vierten Blatt entsteht ein Zweig, der sich aber frühzeitig wieder mehrfach verzweigt, so dass regelmäßig gestellte Zweigbüschel entstehen; von den Zweigen jedes Büschels wenden sich einige, die lang, dünn und fein zugespitzt sind, abwärts und legen sich dicht an den Hauptstamm an, eine eng anliegende Hülle um denselben bildend, während andere Zweige sich aufwärts wenden. Außerdem tritt unter dem Gipfel jedes Jahr nach der Fruchtreife ein Zweig hervor, der sich dem Hauptstamme gleich ausbildet und als eine falsche Gabelung neben dessen Fortsetzung emporwächst, wodurch die Zahl der neben einander wachsenden Stengel immer vermehrt wird. Die Blätter sind meist nach der $^2/_5$-Divergenz angeordnet und zeigen eine höchst charakteristische Gewebebildung, die sich übrigens in genau gleicher Form auch bei einigen Bryaceen, z. B. bei Leucobryum, wiederholt. Das Blatt besteht aus zweierlei regelmäßig angeordneten Zellen (Fig. 396, S. 184): großen, weiten, ungefähr rhombischen und engen schlauchartigen,

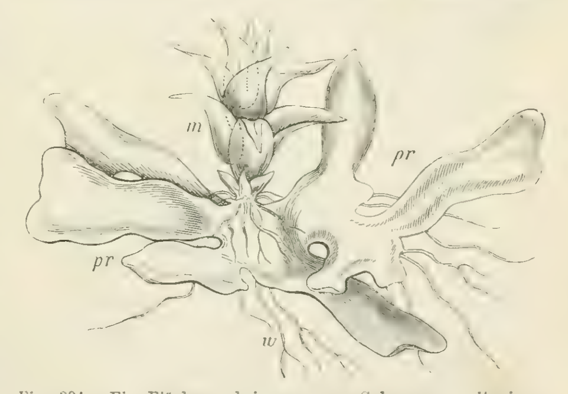


Fig. 394. Ein Flächenvorkeim *pr* von Sphagnum, mit einem jungen Stämmchen *m*, etwa 20fach vergrößert. Nach SCHIMPER.



Fig. 395. Sphagnum acutifolium. Stammstück unterhalb des Gipfels; *b* Blätter des Hauptstammes, *a* männliche Zweige, *ch* weibliche Zweige mit noch eingeschlossenen Sporogonien. 5—6fach vergrößert. Nach SCHIMPER.

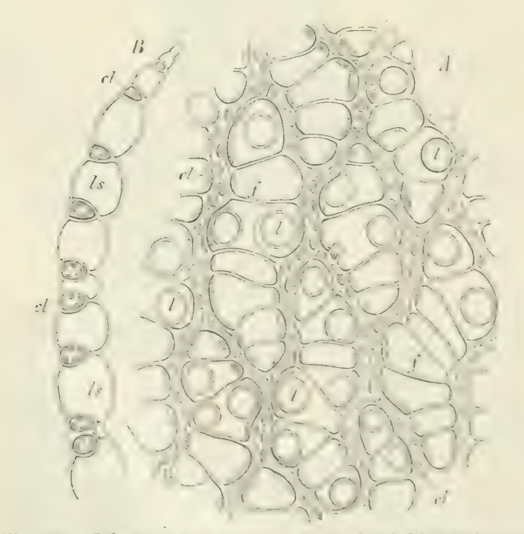


Fig. 396. Sphagnum acutifolium. *A* ein Stück Blattfläche von oben gesehen, *cl* chlorophyllhaltige schlauchförmige Zellen; *f* die Schraubenbänder und *l* die Löcher der großen leeren Zellen. — *B* Querschnitt des Blattes, *cl* chlorophyllhaltige, *ls* große leere Zellen. Nach SACHS.

die zwischen jenen hinlaufen und unter sich netzartig verbunden sind; erstere verlieren ihren gesammten Inhalt, erscheinen daher farblos, ihre Wände zeigen schmale schraubenförmige Verdickungsbänder und außerdem große Tüpfel, deren Schließhaut resorbirt wird, so dass große kreisrunde Löcher in der Membran entstehen; die engen Zellen behalten ihren Inhalt und bilden wie gewöhnliche Moosblattzellen Chlorophyllkörner. Die Stengel besitzen einen axilen Strang dünnwandiger langgestreckter Zellen, der von einer Scheide aus dickwandigen, braungefärbten Zellen umgeben ist, und ein mehrschichtiges Hautgewebe, welches aus ähnlichen inhaltslosen, sehr weiten und porösen Zellen wie die der Blätter besteht (I., S. 155, Fig. 105). Die porösen Zellen der Stengel und Blätter functioniren als Wasserspeicher, indem sie Wasser im Innern capillar festhalten; auch durch die eigenthümliche Umhüllung der Stengel mit Zweigen und das gesellige Wachsthum dieser Moose wird Wasser capillar emporgehoben und die Torfmoosrasen sind daher schwammartig durchwässert. Darum sind hier auch die Rhizoiden entbehrlich, sie fehlen dem Torfmoosstengel, der sich nach unten unmittelbar in die todten verwesenden älteren Stengeltheile fortsetzt, aus denen der Torf ent- und besteht.

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf Zweigen der Büscheläste, die nahe dem Stengelgipfel stehen, monöcisch oder diöcisch. Die antheridientragenden Zweige machen sich durch ihre dichtstehenden, regelmäßige Orthostichen bildenden Blätter kenntlich. Die Archegonien entstehen zu mehreren auf dem Ende der

ziemlich gerade aufrechten weiblichen Zweige, aber nur eins bringt ein Sporogonium zur Ausbildung. Die Eizelle theilt sich in eine obere und untere Zelle; letztere erfährt nur noch wenige Theilungen, aus ersterer aber geht das Sporogonium hervor; und zwar findet hier nach Waldner nur erst ein unbedeutendes Spitzenwachsthum statt durch Bildung von 6—8 Querscheidewänden, während das übrige Längenwachsthum durch intercalare Theilungen innerhalb der Stockwerke vermittelt wird; jedes der letzteren zerfällt durch Kreuztheilung in vier Quadranten, die dann wieder in Außen- und Innenzellen sich theilen; die letzteren sind die Anlage der Columella, aus den ersteren gehen die Sporenschicht und die Kapselwand hervor; nur die drei oberen Stockwerke werden zur Sporenbildung verwandt, die unteren bilden den Fuß und Hals.

Die Sphagnaceen haben eine kugelige, ungestielte, chlorophylllose braunwandige Kapsel, welche sich durch Ablösung eines Deckels öffnet (Fig. 397). Die Archegoniumwand wird bei der Reife unregelmäßig zerrissen, bildet also keine Calyptra, sondern bleibt als feine scheidenartige Hülle an der Basis der Kapsel. Nach Ausbildung der Kapsel erhebt sich der Gipfel des Zweiges und wächst zu einem langen nackten Träger, dem sogenannten Pseudopodium aus, welches die Kapsel hoch emporhebt (Fig. 397). Die innere Ausbildung des Sporogoniums zeigt das Charakteristische, dass zur Anlage der Sporenmutterzellen eine kugelkappenförmige Zellschicht (Archespor) unter dem Scheitel der Kapsel verwendet wird; der darunter befindliche Theil des Endotheciums bildet eine ungefähr halbkugelige Mittelsäule (columella), die hier freilich nicht bis in den Scheitel der Kapsel emporreicht. Auch das Peristom der typischen Laubmoose fehlt. — Einzige Gattung: Sphagnum.

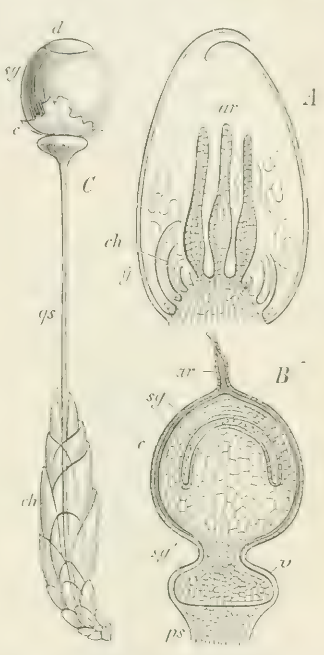


Fig. 397. Sphagnum acutifolium. *A* Längsschnitt der weiblichen Blüthe, *ar* Archegonien, *ch* Perichätialblätter, *g* die letzten Zweigblätter. *B* Längsschnitt des Sporogoniums *sg*, dessen breiter Fuß *sg'* in der Vaginula *v* steckt, während die Kapsel von der Calyptra *c* umgeben ist, auf welcher noch der Archegoniumhals *ar* sichtbar ist; *ps* das Pseudopodium. — *C* Sphagnum squarrosum, reifes Sporogonium *sg* mit dem Deckel *d*, der zerrissenen Calyptra *c* und dem gestreckten Pseudopodium *qs*, dessen Basis von dem Perichätium *ch* umgeben ist. Nach Schimper.

2. Familie. Andreaeaceae. Kleine, felsenbewohnende, verzweigte und dichtbeblätterte Moose, die mit den echten Laubmoosen in vielen Punkten und besonders darin übereinstimmen, dass die längliche Kapsel die Archegoniumwand als eine spitze mützchenförmige Haube (calyptra) emporhebt, während der allerdings hier noch sehr kurze Kapselstiel, die Seta, in der Vaginula verborgen bleibt. Mit den Sphagnaceen stimmen sie aber noch darin überein, dass das Archespor eine oben geschlossene Glocke bildet, unter welcher die Columella endigt, sowie darin, dass die Kapsel chlorophylllos ist und auf einem blattlosen Pseudopodium über das Perichätium emporgehoben wird; die reife Kapsel öffnet sich aber nicht durch einen Deckel, sondern durch vier Längsrisse, so dass eben so viel oben und unten verbunden bleibende Klappen entstehen. — Einzige Gattung: Andreaea.

3. Familie. Archidiaceae. Kleine erdbewohnende Moose, die sich von den echten Laubmoosen dadurch unterscheiden, dass die kleine rundliche Kapsel ungestielt ist und die Haube nicht abhebt, sondern seitwärts unregelmäßig sprengt, sowie dadurch, dass nach Leitgeb das Endothecium keine Columella bildet, sondern aus sporenbildenden und steril bleibenden Zellen gemengt ist, von denen die letzteren später durch die nur in geringer Zahl sich bildenden Sporen verdrängt werden (Fig. 398, 399). Das Endothecium ist durch einen glockenförmigen Intercellularraum

von der Kapselwand getrennt. Letztere öffnet sich nicht durch einen Deckel, sondern wird einfach durch Verwesung zerstört. — Archidium.

4. Familie. Bryaceae, echte Laubmoose. Die umfangreichste Familie der Laubmoose, auf welche sich hauptsächlich die obigen Beschreibungen beziehen. Sie sind durch die hohe und eigenthümliche Entwickelung, die hier das Sporogonium erreicht, charakterisirt. Stets wird hier die Archegoniumwand so von einer an der Basis stehen bleibenden Vaginula abgetrennt, dass sie als eine Haube oder Mütze (calyptra) von dem Sporogonium in die Höhe gehoben wird (Fig. 400); von dieser bald glockenförmigen, bald schief kapuzenförmigen Hülle bleibt das Sporogonium während der ganzen Periode seiner Reifung bedeckt. Das Sporogonium ist hier stets gegliedert in die eigentliche Kapsel und in einen oft sehr langen Stiel (seta). Der Embryo wächst hier durch eine zweischneidige Scheitelzelle und nimmt daher die Gestalt eines spindelförmigen Körpers an, dessen unteres Ende sich am Längenwachsthum nicht betheiligt. Die Segmente, welche aus der Scheitelzelle hervorgehen, lagern sich zu Querscheiben, aus denen dann durch rechtwinklig dazu

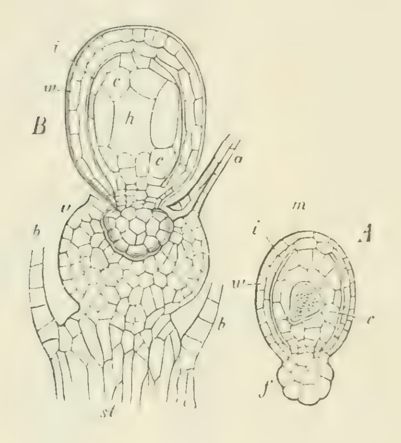


Fig. 398. Archidium phascoides. A Längsschnitt des jungen Sporogoniums mit der Mutterzelle *m* der Sporen. *B* Längsschnitt durch das junge Sporogonium sammt der seitwärts aufreißenden Calyptra und der Vaginula *v*, sowie dem Archegoniumhalse *a*. *w* Wand der Kapsel, *i* Intercellularraum, *c* Columella, *h* Höhlung, aus welcher die Sporenmutterzelle in *B* herausgefallen; *st* Stamm, *b* Blätter. 200fach vergrößert. Nach Hofmeister.

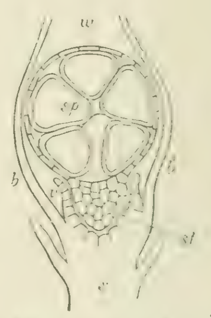


Fig. 399. Archidium phascoides, Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium, *w* dessen Wand, *sp* Sporen, *v* Vaginula, *b* Blätter des Stammes *s*; 100fach vergrößert. Nach Hofmeister.

stehende Wände cylinderquadrantische Zellen entstehen. Daraus werden dann durch pericline und anticline Wände peripherische und innere Zellen gebildet, jene als Amphithecium, diese als Endothecium. An dem lang spindelförmigen oder cylindrischen jungen Sporogonium entsteht die Kapsel durch eine unterhalb des unthätig werdenden Scheitels sich bildende kugelige, eiförmige, oft unsymmetrische Anschwellung, die aber erst nach der Streckung des Sporogoniums und nach Emporhebung der Calyptra angelegt wird. Die Kapsel differenzirt sich nun in folgende Theile. Das Amphithecium ist durch einen hohlcylindrischen Intercellularraum von dem Endothecium geschieden und wird durch pericline und radiale Theilungen zu der mehrschichtigen Kapselwand. Diese erreicht hier eine hohe Ausbildung (Fig. 401); ihre äußere Schicht wird zu einer außen stark cuticularisirten Epidermis, in welcher bisweilen echte Spaltöffnungen vorkommen; darunter liegen einige Schichten chlorophyllhaltiger Zellen; es folgt dann ein unter der Kapselwand ringförmig herum laufender Luftraum, durch welchen im fertigen Zustande chlorophyllführende Zellreihen ausgespannt sind. Von dem Endothecium wird nun wiederum bloß ein Theil zum

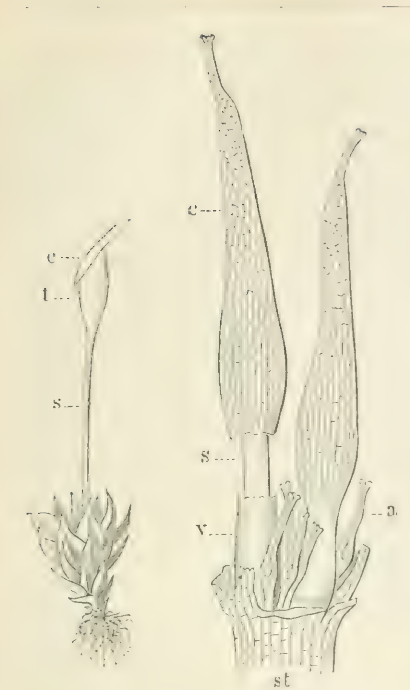


Fig. 400. Pottia lanceolata. Links die ganze Pflanze, etwas vergrößert; *t* endständige Kapsel, *s* deren Stiel, *c* Haube. Rechts Stengelspitze nach Entfernung der Blätter; außer einigen unbefruchtet gebliebenen Archegonien *a* zwei befruchtete und stark gewachsene: an dem linken ist das Archegonium bereits in Folge der Streckung des Stieles *s* des Sporogoniums so zerrissen, dass der untere Theil als Vaginula *v* stehen geblieben, der obere als Haube *s* emporgehoben worden ist. Stärker vergrößert.

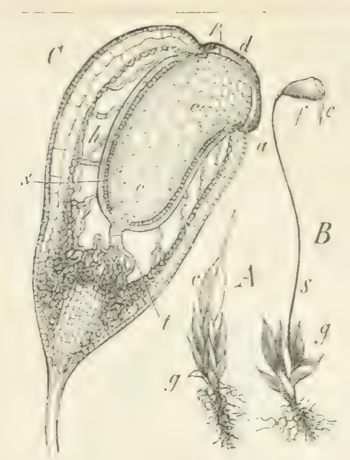


Fig. 401. Funaria hygrometrica. *A* ein beblättertes Stämmchen *g* mit der Calyptra *c*; *B* die Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Calyptra *c*; *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *cc'* Columella, *h* Luftraum, *s* Urmutterzellen der Sporen; bei *t* ist das Gewebe der Columella gelockert und bildet confervenartige Fäden. Nach SACHS.

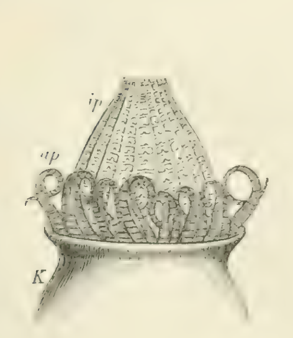


Fig. 403. Die Mündung der Kapsel von Fontinalis antipyretica mit dem äußeren Peristom *ap* und dem inneren Peristom *ip*. 50fach vergrößert. Nach SCHIMPER.

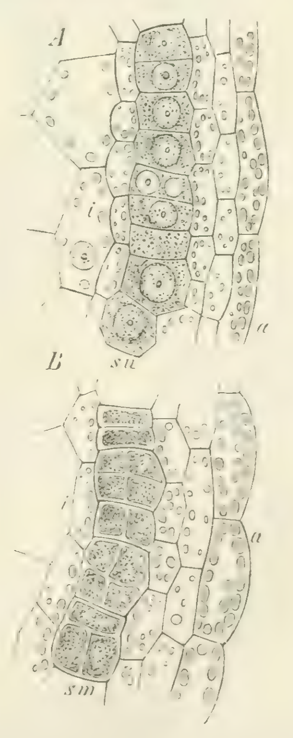


Fig. 402. Funaria hygrometrica. Querschnitt durch den Sporensack; bei *A* die Urmutterzellen *su*, bei *B* die noch nicht isolirten Sporenmutterzellen *sm* umfassend; *a* Außen-, *i* Innenseite des Sporensackes, 500fach vergrößert. Nach SACHS.

Archespor, und zwar hat dieses hier die Gestalt einer oben und unten offenen Tonne, weil es von der Columella, die hier den größten Theil des Kapselinnern einnimmt, durchsetzt wird, dergestalt, dass die Columella oben und unten mit dem Gewebe der Kapselwand in Verbindung bleibt. Die Schicht der Sporenmutterzellen (Fig. 402) wird von dem Luftraum durch zwei oder drei Zellschichten getrennt, die die äußersten des Endotheciums sind, und die den **Sporensack** bilden; sie bestehen aus chlorophyllhaltigen Parenchymzellen, die Columella aus großzelligem, chlorophyllärmerem Gewebe. Ein Hauptcharakteristicum der Bryaceen ist, dass der obere Theil der Kapsel, in welchen das sporenbildende Gewebe nicht hineinreicht, meist zu einem **Deckel** (operculum) sich ausbildet, der bei der Reife abgeworfen wird, wobei zugleich der Sporensack zerrissen wird und die Columella vertrocknend stehen bleibt. Das Abwerfen des Deckels geschieht, indem entweder derselbe sich von dem unteren Theile der Kapsel glatt ablöst oder eine Ringschicht von Epidermiszellen durch Quellung ihrer inneren Wände als sogenannter Ring (annulus) abgeworfen wird. Bei den meisten echten Laubmoosen erscheint der Rand der Kapsel nach dem Abwerfen des Deckels mit in ein oder zwei Reihen geordneten Anhängseln von sehr regelmäßiger und zierlicher Form besetzt, die als Zähne oder Cilien und in ihrer Gesammtheit als **Peristom** bezeichnet werden (Fig. 403). In der Regel bestehen

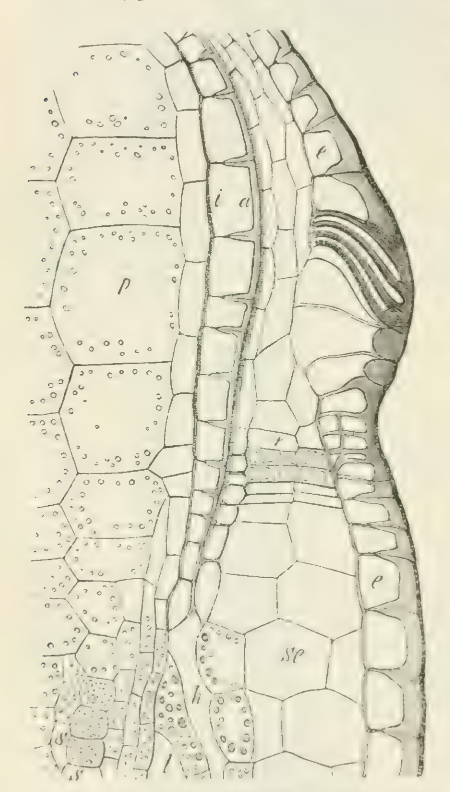


Fig. 404. Funaria hygrometrica. Theil eines Längsschnittes der unreifen Kapsel. Erklärung im Texte. Nach Sachs.

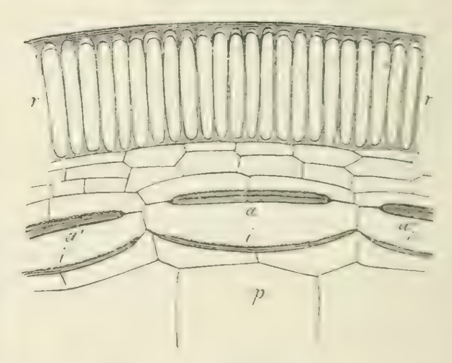


Fig. 405. Theil des Querschnittes durch den Deckel von Funaria hygrometrica. Erklärung im Texte. Nach Sachs.

diese Bildungen nicht aus Zellgewebe, sondern nur aus verdickten und verhärteten Stellen der Häute einer Zellschicht, welche durch einige zartwandige Zellschichten von dem aus der Epidermis gebildeten Deckel getrennt ist. Indem alles zartwandige Gewebe des Deckelinnern, sowie die zarten Stellen jener Zellschicht zerreißen und schwinden, bleiben nach dem Abfallen des Deckels die verdickten Wandstücke übrig. Unsere Figur 404 wird das an einem Beispiele erläutern: *e* zeigt die auf der Außenseite stark verdickte rothbraun gefärbte Epidermis, die an der ausgebuchteten Stelle eigenthümliche Zellen besitzt, die den Ring bilden (*r*), *w* die übrigen Zellschichten der Kapselwand, *h* den Luftraum, *s* die obersten Zellen des Archespors, *p* das zartwandige Gewebe als Fortsetzung der Columella innerhalb des Deckelraumes. Gerade oberhalb *h* erhebt sich die Zellschicht, welche das Peristom bildet; ihre nach außen gekehrten

Wandungen *a* zeigen schön rothgefärbte starke Verdickungen, die sich auch noch theilweise auf die Querwände fortsetzen; die nach innen gelegenen Längswände *i* sind ebenfalls gefärbt, aber schwächer verdickt. Betrachtet man nun dieselben Theile im Querschnitt, der in Figur 405 dargestellt ist (*rr* sind die Epidermiszellen, die den unteren Rand des Deckels bilden), so wird es klar, dass, wenn alle unverdickt gebliebenen Zellwände verschwinden, die mit *a* und *i* bezeichneten verdickten Wandpartien als isolirte äußere und innere Peristomzähne stehen bleiben. In der That haben viele Moose ein doppeltes Peristom. Die Zahl der Zähne ist bei den einzelnen Gattungen sehr wechselnd, aber immer ein Multiplum von 4, gewöhnlich 16—32. Man wird nun auch leicht begreifen, dass das Vorhandensein eines einfachen oder doppelten Peristoms, sowie die Gestalt der Peristomzähne, die eine große Mannigfaltigkeit zeigt, nur davon abhängt, welche Partien der peristombildenden Zellwände sich verdicken. Die Gattung Polytrichum weicht außer in anderen Punkten besonders darin ab, dass die Zähne des Peristoms nicht von einzelnen Membranstücken, sondern von Bündeln verdickter Faserzellen gebildet sind; diese Bündel sind in der Längsansicht hufeisenförmig, die aufwärts gerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 32 bis 64 kurzen Zähne, die nun aber mit ihren Spitzen noch durch eine Zellschicht, das Epiphragma, verbunden bleiben, welche nach dem Abfallen des Deckels über der Oeffnung der Kapsel ausgespannt ist. Bei Tetraphis entstehen die vier Zähne des Peristoms aus dem ganzen Innengewebe des Deckels; von diesem werden die beiden äußersten Schichten dickwandig und das Ganze spaltet sich dann kreuzweise in vier Lappen. Meist sind Innen- und Außenseite der Peristomzähne ungleich hygroskopisch; durch wechselnde Luftfeuchtigkeit krümmen sie sich daher bald ein- bald auswärts, zuweilen schraubig um einander. — Bei wenigen Moosen (Polytrichum, Splachnum) zeigt die Seta unter der Kapsel eine mehr oder minder stark entwickelte Anschwellung (Apophyse).

Die Entwicklungsdauer des Sporogoniums ist bei manchen Laubmoosen eine verhältnissmäßig lange. Während z. B. bei Phascum im Herbst die Geschlechtsorgane gebildet und die Sporogonien noch vor dem Winter reif werden, blühen viele Arten von Hypnum, Bryum, Philonotis etc. im Spätsommer oder Herbst und bringen erst im Juni oder selbst erst im Herbst des nächsten Jahres die Kapsel zu Reife.

a) Cleistocarpae. Kapsel ohne abfallenden Deckel. Phascum, Ephemerum. — b) Stegocarpae. Kapsel mit Deckel. *α*) Acrocarpae. Kapsel endständig. Weisia, Dicranum, Leucobryum, Fissidens, Barbula, Pottia, Tetraphis, Grimmia, Orthotrichum, Schistostega, Splachnum, Funaria, Bryum, Mnium, Aulacomium, Philonotis, Polytrichum. — β) Pleurocarpae. Kapsel seitenständig. Fontinalis, Neckera, Climacium, Plagiothecium, Hypnum, Hylocomium.

Literatur. Schimper, Recherches anat. et physiol. sur les Mousses. Straßburg 1848. — Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart 1858. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung etc. der höheren Kryptogamen. Leipzig 1851. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik III. — Lantzius-Beninga, Beitr. z. Kenntniss des Baues der ausgewachsenen Mooskapsel. Nova Acta Acad. Leopold. 1847. — K. Müller, Deutschlands Moose. Halle 1853. — Lorentz, Moosstudien. Leipzig 1864. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI. — Leitgeb, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1868, 1869, 1871, 1876, 1879, 1880. — Janczewsky, Botan. Zeit. 1872. Nr. 21. — J. Kühn, Entwickelungsgeschichte der Andreaeaceen. Leipzig 1870. — H. Müller (Thurgau), Die Sporenvorkeime etc. der Laubmoose. Leipzig 1874. — Kienitz-Gerloff, Entwickelung der Laubmooskapsel. Botan. Zeitg. 1878. — Pringsheim, Vegetative Sprossung von Moosfrüchten. Monatsber. d. Berliner Akad. 1876. — Stahl, Protonemabildung am Sporogonium der Laubmoose. Botan. Zeitg. 1876. pag. 689. — N. J. C. Müller, Entwickelungsgeschichte der Kapsel von Ephemerum. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI. — Leitgeb, Antheridienstände der Laubmoose. Flora 1882. Nr. 30. — Satter, Antheridienstände einiger Laubmoose. Berichte d. deutsch. bot. Ges. II. 1884. pag. 13. — Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1886. pag. 357. — Magdeburg, Die Laubmooskapsel als Assimilationsorgan. Berlin 1886. — Waldner, Entwickelung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum. Leipzig 1887.

II. Unterabtheilung.

Gefäfskryptogamen, Pteridophyta.

§ 139. Die aus den Sporen entstehende proembryonale Generation ist hier in ihrer Entwickelung beschränkter als bei den Muscineen, nämlich stets ein kleines thallusförmiges Gebilde, Prothallium genannt, welches jedoch auch hier meist noch auf dem Erdboden wächst und mittelst haarförmiger Wurzeln (Rhizoiden) und oft auch durch assimilirende chlorophyllhaltige Zellen selbständig sich ernährt.

Am Prothallium werden die Antheridien und Archegonien gebildet. Abweichungen von den Moosen bestehen in dieser Beziehung nur insofern, als der Archegoniumbauch von dem Gewebe des Prothallium selbst gebildet wird und nur der Hals über dasselbe hervorragt (Fig. 367, S. 165), auch nur eine einzige Halskanalzelle nebst einer Bauchkanalzelle in der oben Fig. 368, S. 166 erläuterten Weise entsteht, sowie darin, dass die Spermatozoiden hier schraubig gewundene Fäden mit meist zahlreichen feinen Wimpern an den vorderen Windungen darstellen (Fig. 366, S. 165); dieselben gehen ebenfalls aus dem Kern der Spermatozoidenmutterzelle hervor, der sich in seiner Peripherie verdichtet und in das Schraubenband sich spaltet, wobei ein Protoplasmabläschen übrig bleibt, welches am Hinterende des Spermatozoids hängt und oft von diesem mit fortgeschleppt, vor dem Eintritt in das Archegonium aber abgestreift wird.

Die embryonale Generation entwickelt sich hier zu einer hochorganisirten ansehnlichen Pflanze, die in Stamm, Blätter und meist auch echte Wurzeln gegliedert ist und zum ersten Male auch die größte Vollkommenheit der Gewebedifferenzirung hervortreten lässt. Diese zweite Generation ist das, was man gewöhnlich schlechthin ein Farnkraut, einen Schachtelhalm etc. nennt. Sie macht sich schon in früher Jugend von dem bald vergehenden Prothallium frei und ernährt sich selbst. Auch hier ist die embryonale Generation dazu bestimmt, die geschlechtslos entstehenden Sporen hervorzubringen. Diese werden hier in Sporenbehältern, Sporangien genannt, gebildet, welche sich direct auf den Blättern oder am Grunde derselben entwickeln; solche sporangientragende Blätter werden Sporophylle genannt. Die Sporangien sind verhältnissmäßig kleine, aber in großer Zahl auftretende Auswüchse der Blätter und machen daher nur einen relativ geringen Theil an dem ganzen Körper der embryonalen Generation aus; ja die letztere ist überhaupt in der ersten Periode ihres Lebens ganz und gar vegetativ, d. h. nur für die Ernährung thätig und erzeugt erst in späterem Alter die sporangientragenden Blätter. War daher schon in der Reihe der Moose eine steigende Entwickelung der embryonalen Generation in dem Sinne zu verfolgen, dass das sporenbildende Gewebe des Sporogoniums sich auf einen immer kleineren Theil des letzteren zurückzieht, so haben die Gefäßkryptogamen diesen Ent-

wickelungsgang um einen bedeutenden Schritt weiter fortgesetzt. So sind also die Sporangien der Gefäßkryptogamen mit der Kapsel der Moose zwar nicht morphologisch, aber physiologisch und sogar phylogenetisch äquivalent. Die Verwandtschaft beider zeigt sich auch in der Entwickelung der Sporen; denn das sporenerzeugende Gewebe geht auch hier hervor aus einem Archespor, das entweder eine Zelle, eine Zellreihe oder eine Zellschicht ist und schon auf sehr jugendlichen Entwickelungsstadien des Sporangiums unterscheidbar ist. Im fertigen Zustande sind die Sporangien rundliche Kapseln von sehr einfachem Bau und geringer Größe. In einem mittleren Entwickelungszustande derselben lassen sich immer drei Theile unterscheiden: 1) ein innerer, sporogener Gewebecomplex, der später zu den Sporenmutterzellen wird, in denen die Sporen gerade so wie bei den Moosen durch Viertheilung entstehen, 2) eine oder mehrere Schichten tafelförmiger Zellen, die um jenes Gewebe eine Auskleidung, die sogen. Tapetenzellen bilden, und 3) die ein- oder mehrschichtige Sporangienwand.

Der Embryo ist auch hier zunächst ein ungefähr kugeliges Zellkörperchen; schon die ersten Theilungen der Eizelle lassen die Anlage der ersten Wurzel, des ersten Blattes und des Stammscheitels erkennen; ein anderer Theil aber wird auch hier wie bei den Muscineen zu einem sogen. Fuß, der sich am Grunde des Archegoniumbauches anlegt und zu einem seitlichen Gewebeauswuchs des Embryos sich entwickelt, der mit dem Prothalliumgewebe in Verbindung bleibt und dem Embryo von dort aus die ersten erforderlichen Nährstoffe zuführt. Ferner bleibt auch hier der Embryo anfangs von dem eine Zeit lang mitwachsenden Archegoniumbauch, wie derjenige der Muscineen von der Calyptra, umschlossen.

Trotz der großen Aehnlichkeit, welche die embryonale Generation bereits mit derjenigen der Phanerogamen hinsichtlich der morphologischen und anatomischen Differenzirung zeigt, giebt es doch auch darin noch einige Merkmale, in denen die Gefäßkryptogamen von jenen abweichen. Stämme, Blätter und Wurzeln lassen hier in den meisten Fällen noch eine deutliche Scheitelzelle (I., S. 118) erkennen. Die Verzweigungen des Stammes sind bisweilen echte Dichotomien, allerdings oft auch Monopodien, zeigen aber dann nicht diejenige Beziehung zu den Blättern, die bei den Phanerogamen so sehr allgemein in der axillären Verzweigung zu Tage tritt. Die Seitenwurzeln werden zwar, wie alle echten Wurzeln, endogen angelegt, entspringen aber hier nicht aus dem Pericambium, sondern aus der innersten Rindenschicht (Endodermis) der Mutterwurzel (S. 51). Die Gewebedifferenzirung erreicht hier zwar zum ersten Male die Scheidung in Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge; die letzteren unterscheiden sich aber von denen der meisten Phanerogamen dadurch, dass sie concentrisch und geschlossen sind, d. h. dass der Siebtheil meist wie eine Scheide den Gefäßtheil des einzelnen Stranges umgiebt (I., S. 187).

Die phylogenetische Entwickelung der Gefäßkryptogamen hat deutlich mehrere parallel nebeneinander laufende Reihen eingeschlagen, von welchen aber jede in dem gleichen Sinne sich vorwärts entwickelt hat

und vielleicht auch jede bis zur Gewinnung der Phanerogamenstufe gelangt ist, so dass die letztere also vielleicht auf mehreren Wegen erreicht worden ist. Wenn auch im Einzelnen die Verwandtschaftsbeziehungen der Pteridophyten noch mannigfacher Aufklärung bedürfen, so sind doch wenigstens zwei Hauptentwickelungszüge, die Filicales einerseits und die Equisetales und Lycopodiales (auch wohl die Sphenophyllales) andererseits deutlich unterscheidbar. Die ersteren sind durchgängig charakterisirt durch die mächtige und vollkommene Entwickelung der Blätter gegenüber dem Stamme und dadurch, dass die Sporangien an den gewöhnlichen Blättern und nicht an besonderen Blättern, die auf abgegrenzte Regionen des Stammes beschränkt sind, gebildet werden. Bei den anderen Reihen sind dagegen die Blätter im Verhältniss zum Stamm klein und einfach und die Sporangien an eigene Blätter gebunden, die oft an besonderen abgegrenzten Ständen beisammen stehen, gewissermaßen schon die Bildung von Blüthen vorbereitend. Das phylogenetische Princip, welches gleichmäßig durch jede dieser verschiedenen Reihen hindurch geht, besteht nun darin, dass die Sonderung der Geschlechter in eine immer frühere Periode des Entwickelungsganges der Pflanze zurückrückt. Auf den unteren Stufen dieser Reihen sind nämlich die Sporen noch alle unter sich gleichartig und liefern das gleiche Product, das Prothallium; erst auf diesem kommen die Geschlechter (Antheridien und Archegonien) und zwar beide zusammen zum Vorschein. Auf den höheren Stufen besitzen die Pflanzen schon zweierlei Sporen, große und kleine, Makro- und Mikrosporen, in denen bereits die beiden Geschlechter sich geschieden haben, indem auf den Prothallien, zu denen sie aufkeimen, nur einerlei Geschlechtsorgane erzeugt werden, die Makrosporen bringen die Archegonien, die Mikrosporen die Antheridien hervor; damit ist auch eine weitere Reduction der Prothalliumbildung verbunden. So wiederholen sich also in diesen Entwickelungsreihen immer zwei Abtheilungen: die Isosporen und die Heterosporen.

§ 140. 1. Klasse. **Farnartige, Filicales (Filicineï).** Die Blätter sind kräftiger entwickelt als der Stamm, reich gegliedert, oft von ansehnlicher Größe, in der Jugend meist spiralig eingerollt und mit Spitzenwachsthum begabt. Die Sporangien sitzen am Rande oder an der Unterseite der Blätter, gewöhnlich in kleinen Gruppen (sori) beisammen.

§ 141. 1. Unterklasse. **Isospore Filicales oder echte Farne, Filices.** Die Sporen sind alle gleichartig und erzeugen bei der Keimung selbständig vegetirende Prothallien, auf denen Antheridien und Archegonien meist beisammen monöcisch vorkommen. Die Blattbildung ist hier von höchster Vollkommenheit. Die Sporangien entstehen meist aus einer einzigen Epidermiszelle der Blätter oder auch aus einer Gruppe solcher, haben also morphologisch den Charakter von Trichomen, bei wenigen sind sie metamorphosirte Auszweigungen der Blätter.

1. Die proembryonale Generation, das Prothallium. Bei der Keimung der Farnsporen wird unter Sprengung des Exosporiums eine Papille getrieben, in welche ein Theil des Protoplasmainhaltes unter Bildung von Chlorophyll eintritt, und sehr früh bildet eine zweite kleine Ausstülpung die Anlage des ersten Rhizoides, welches wie die erste Prothalliumzelle durch eine Membran von der Spore sich abgrenzt. Die erste Prothalliumzelle wächst nun entweder zuerst in eine kurze Zellreihe aus, in deren Endzelle sehr bald Breitenwachsthum verbunden mit Theilungen durch Längswände auftritt, oder es erfolgen auch schon bei der ersten Keimung Theilungen, die gleich zur Flächenbildung führen. So wird das Prothallium sehr bald zu einem tiefgrünen, blattartigen, herzförmigen Gebilde (Fig. 365, S. 165). In der Einbuchtung liegt ein Vegetationspunkt, gebildet aus kleinen meristematischen Zellen, durch den das Prothallium bis zu einer gewissen Größe wächst. Hinter dem Vegetationspunkte wird das Prothalliumgewebe mehrschichtig, es bildet sich hinter der Einbuchtung ein Gewebepolster, eine Art Mittelrippe, auf welcher an der Unterseite des Prothalliums die Archegonien im Allgemeinen in acropetaler Folge entstehen. Der übrige Theil des Prothalliums wird von einer einfachen Schicht ziemlich weiter, polygonaler, mit Chlorophyllkörnern versehener Zellen gebildet. Die Antheridien sind nicht an das Gewebepolster gebunden, sie können auch aus beliebigen Flächen- oder Randzellen hervorgehen. Außerdem entspringen aus der Unterseite des Prothalliums zahlreiche einzellige Wurzelhaare (Rhizoiden). Das Prothallium ist also ein dorsiventrales Gebilde, wächst daher auch horizontal oder schief, wenn es einseitiger Beleuchtung ausgesetzt ist, erinnert daher in vielen Beziehungen an die thallosen Formen mancher Lebermoose. Bei ungenügender Ernährung oder dichter Aussaat werden nach Prantl manchmal kümmerliche Prothallien ohne Meristem gebildet, auf denen nur Antheridien zur Entwicklung kommen. Von der hier beschriebenen Form der Prothalliumbildung kommen mancherlei Abweichungen bei den einzelnen Familien der Farne vor. Abgesehen sei hier zunächst von den unten näher zu beschreibenden knollenförmigen, chlorophylllosen Prothallien der Ophioglossaceen. An den blattförmigen Farnprothallien kommen bisweilen Adventivsprosse vor, die manchmal sogar die Form von Knöllchen annehmen, die wie Brutknospen perenniren. Bei manchen Hymenophyllaceen keimen die Sporen zunächst zu einem vielfach verzweigten confervenähnlichen Protonema auf, an welchem erst als seitliche Sprossungen die flächenförmigen Prothallien auftreten. In der Regel stellen die Farnprothallien ihr Wachsthum ein, wenn ein Archegonium befruchtet wird; andernfalls können sie längere Zeit fortwachsen, selbst mehrere Jahre alt und bis über 4 cm lang werden.

Die Antheridien und Archegonien gehen aus Oberflächenzellen des Prothalliums hervor. Entdeckt wurden diese Organe bei den Farnen, und zwar die Antheridien von Nägeli 1844, die Archegonien von Leszcyc-Suminski 1848, der Befruchtungsvorgang zuerst ven Hofmeister 1851. Ihre Entwickelung und ihr Bau, sowie die Befruchtung sind oben S. 165 beschrieben worden.

2. Die zweite oder embryonale Generation, das Farnkraut. Aus der befruchteten Eizelle geht der Embryo hervor; er bleibt zunächst längere Zeit von dem mitwachsenden umgebenden Gewebe des Prothalliums eingeschlossen, bis das erste Blatt und die erste Wurzel hervorbrechen. Zuerst ist der Embryo ein nahezu kugeliges Körperchen; an demselben werden gleichzeitig und unabhängig von einander, d. h. aus getrennten Abtheilungen dieses Körperchens, die Stammknospe, das erste Blatt, die erste Wurzel und der sogen. Fuß oder das Saugorgan des Embryos angelegt. Bezüglich der Orientirung dieser Theile muss man sich vergegenwärtigen, dass der Archegonienhals nach abwärts gegen den Boden hin gekehrt ist (Fig. 406 u. 407, S. 194). Die Anlage der Stammknospe und des Fußes liegen auf der dem Prothallium zugekehrten Seite des Embryo, also nach oben, die Blatt- und die Wurzelanlage auf der dem Archegoniumhals zugewendeten Seite, also nach unten, eine Orientirung, die, wie Leitgeb bewiesen hat, nicht durch äußere Kräfte inducirt ist, sondern nur durch die Lage im Prothallium bestimmt wird. Bezüglich der ersten Theilungen in der Eizelle, die von Leitgeb und Gobel genauer verfolgt worden sind,

sei als Wichtigstes nur Folgendes hervorgehoben (Fig. 406). Denkt man sich den Embryo in seiner eben bezeichneten Lage, so geht die erste Theilungswand der Eizelle ungefähr durch die Axe des Archegoniums und trennt eine vordere, dem Vegetationspunkte des Prothalliums zugewendete, und eine hintere Hälfte; dann folgen zwei auf dieser Wand und unter sich rechtwinklige Wände, wodurch der Embryo in acht Octanten zerfällt. Von den beiden vorderen oberen Octanten wird der eine zum Vegetationspunkt des Stammes, der andere erfährt gewöhnlich keine weitere Differenzirung; die beiden vorderen unteren Octanten wachsen zum ersten Blatt aus; die beiden oberen hinteren Octanten werden zum Fuß, von den beiden unteren hinteren giebt der eine der Wurzel den Ursprung, während der andere keine weitere Bestimmung hat und im Wachsthum zurückbleibt. Durch entsprechende Theilungen constituirt sich nämlich eine dreiseitige pyramidale Stammscheitelzelle in der Mutterzelle des Stammes, ebenso eine Wurzelscheitelzelle. Zuerst wachsen nun die erste Wurzel und das erste Blatt beträchtlicher, sie durchbrechen den Archegoniumbauch, die erstere dringt in den Boden, die Stammknospe und das erste Blatt krümmen sich nach oben (Fig. 407). Das erste Blatt, das man hier analog wie bei den Phanerogamen Cotyledon nennen kann, bleibt immer nur klein und ist viel einfacher als die später zur Entwickelung kommenden Blätter (Fig. 408). Auf diese Weise erstarkt das junge Farnkraut allmählich: jedes später hervortretende Blatt wird größer und complicirter, bis die für die Species typische Blattbildung erreicht ist, zugleich werden die durch Längenwachsthum hinzukommenden Theile des Stammes dicker und vermehren die Zahl ihrer Fibrovasalstränge, und ebenso werden immer mehr und dickere Wurzeln gebildet.

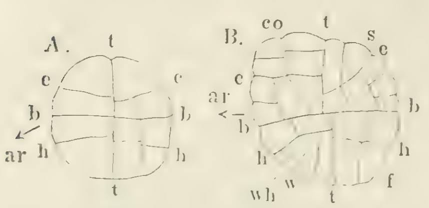


Fig. 406. Zelltheilung bei der Bildung des Embryo der Farne. *A* jüngerer, *B* etwas älterer Embryo. Der bei *ar* befindliche Pfeil bezeichnet die Richtung der Archegoniumaxe (vergl. Fig. 368, S. 166). *b b* die zuerst aufgetretene Wand (Basalwand), *t t* die dazu rechtwinklig stehende Transversalwand; die beide vorige kreuzende Medianwand liegt in der Ebene des Papiers. Die folgenden Wände sind *e e* und *h h*. In *B* ist *co* Anlage des Cotyledon, *s* Scheitelzelle des Stammes, *w* die Wurzel, *wh* die Wurzelhaube, *f* der Fuß.



Fig. 407. Adianthum capillus Veneris, senkrechter Durchschnitt durch das Prothallium *p p* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* unbefruchtet gebliebene Archegonien, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryo. Etwa 100fach vergrößert. Nach SACHS.

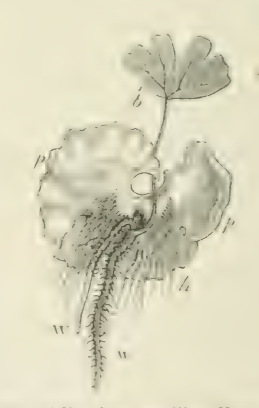


Fig. 408. Adianthum capillus Veneris, das von unten gesehene Prothallium *p p* mit dem an ihm festsitzenden jungen Farnkraute, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel *w'* und *w''*; *h* Wurzelhaare des Prothalliums. Etwa 30fach vergrößert. Nach SACHS.

Bei manchen Farnen (Pteris cretica, Aspidium filix mas var. cristatum, Aspidium falcatum, Todea africana kommt die eigenthümliche Erscheinung des Zeugungsverlustes oder der A p o g a m i e (I., S. 659) vor, dass nämlich junge Farnpflanzen nicht durch Entwickelung einer befruchteten Eizelle im Archegonium, sondern durch

Sprossung des Prothalliums erzeugt werden, wobei auf dem letzteren die Archegonien keine Befruchtungserscheinungen zeigen oder überhaupt ganz fehlen. Es bildet sich auf der Unterseite des Prothalliums, nicht weit vom Vegetationspunkte ein Höcker, der zu einem Blatt auswächst, und an dessen Basis sich dann der Stammscheitel und weitere Blätter, sowie Wurzeln anlegen, wie bei der sexuell erzeugten Keimpflanze. Dies erinnert also an die gleichnamige Erscheinung, die wir bei Pilzen gefunden haben, und ist hier gleichfalls so zu deuten, dass die Sexualität verloren gegangen ist, und dass das nämliche Product, das sonst der Sexualact liefert, nun durch ungeschlechtliche Sprossung hervorgebracht wird.

Die erwachsene Farnpflanze ist meist ein stattliches Gewächs, an welchem immer die Blätter den ansehnlichsten Theil ausmachen. Der Stamm befindet sich meist dicht auf der Erde oder ganz unterirdisch, und indem er an seiner Spitze langsam sich verlängert, dauert er viele Jahre lang, verhält sich also wie der unterirdische Stock bei Phanerogamen. Er hat entweder eine vollständig kriechende Richtung, wie bei Polypodium und Pteris aquilina (Fig. 409), oder wächst schief aufrecht, wie bei Aspidium filix mas; bei den Baumfarnen der Tropenländer erhebt er sich sogar säulenförmig über dem Boden, auf seiner Spitze eine Blätterkrone tragend, und erscheint so von palmenartigem Habitus. Da die Internodien meist sehr kurz sind, die Blätter also dicht beisammen stehen, so sind die älteren Theile der Farnstämme gewöhnlich ganz bedeckt von den stehen geblie benen Basen früherer abgefallener Blätter; bei manchen Baumfarnen wird der Stamm auch noch von einem dichten Ueberzug an ihm hinabwachsender Wurzeln oft ganz bedeckt. Der Stammscheitel ist bei den aufrecht wachsenden Farnen immer in einer Blattknospe verborgen; bei bei den unterirdisch kriechenden eilt er oft dem Anheftungspunkt der jüngsten Blätter weit voraus und erscheint dann nackt (Polypodium vulgare, Pteris aquilina).



Fig. 409. Pteris aquilina, ein Theil des unterirdischen Stammes, verkleinert. *I* älteres Stammstück, welches die Gabeläste *II* und *II'* trägt; *ss* Scheitel von *II*, neben ihm die jüngste Blattanlage *s*; *1—7* die Blätter von *II*, deren jedes in einem Jahre ausgebildet wird, und von denen die älteren *1—5* bereits abgestorben, *6* das diesjährige, am Stiel abgeschnitten, *7* junges Blatt fürs nächste Jahr, welches am Scheitel des Stieles die noch sehr kleine Blattfläche durch Haare ganz umhüllt hat. Der Blattstiel *1* trägt eine Knospe *IIIa* mit einem bereits abgestorbenen Blatt *b*. Die dünneren Fäden sind Wurzeln. Nach SACHS.

Auf dem Stammscheitel ist immer eine deutliche Scheitelzelle zu unterscheiden. Diese ist bei Pteris aquilina zweischneidig keilförmig, die Schneiden nach oben und unten gekehrt; durch ihre Theilungen wird eine rechte und linke Reihe von Segmenten gebildet. Die anderen Farne mit kriechenden dorsiventralen Stämmen haben nach KLEIN ebenso wie die meisten aufrechten Farnstämme eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle mit convexer Außenfläche und drei schiefen Seitenflächen; in diesem Falle werden drei Reihen von Segmenten gebildet. Eine genetische Beziehung der Blätter zu den Segmenten der Scheitelzelle ist meist nicht auffindbar; denn die Blattstellung ist bei den kriechenden Stämmen in der Regel zweizeilig, bei den aufrechten spiralig mehrzeilig. — Die Zweigbildung der Farnstämme zeigt mehrfache Verschiedenheiten. Ganz unverzweigt sind gewöhnlich die Stämme der Baumfarne. Axelständige Seitenknospen, wie sie bei den höheren Gewächsen die gewöhnliche Regel sind, finden sich sehr selten; wenn Seitenknospen vorkommen, so sitzen sie gewöhnlich auf dem Rücken der Blattstielbasen und entstehen in diesem Falle schon im jugendlichen Zustande des Blattes aus einer oberflächlichen Zelle des Blattstieles.

Die Theile, die man die Blätter der Farne nennt, weichen in vielen Punkten von den echten Blättern der höheren Gewächse ab. Gestaltlich gleichen sie den

entwickeltsten Formen der Laubblätter bei den Phanerogamen, indem sie einen kräftigen Stiel und eine scharf differenzirte, meist reich gegliederte dorsiventrale Lamina besitzen, auch sind sie mit einem ebensolchen Assimilationsgewebe wie jene Laubblätter ausgestattet, sie stellen also ebenfalls die eigentlichen Assimilationsorgane der Pflanze dar, allein sie sind zu gleicher Zeit auch die Erzeuger der Sporen, sie sind also wie das Sporogonium der Moose noch Assimilations- und Reproductionsorgan zugleich. Dass sie den Laubblättern der Phanerogamen nicht äquivalent sind, zeigt sich außerdem in dem Umstande, dass hier eine eigentliche Metamorphose der Blattbildung, wie sie bei den Phanerogamen sich zeigt, wo die Laubblätter immer als die höhere Entwickelungsform den Niederblättern gegenüberstehen, nicht vorkommt, indem die Farne im Allgemeinen lauter gleichförmige Blätter erzeugen. Sehr wenig mit eigentlichen Blättern verträgt sich auch das eigenthümliche Spitzenwachsthum der Farnblätter; sie sind allgemein ausgezeichnet durch die eingerollte Knospenlage, indem die Mittelrippe, sowie die Seitennerven von hinten nach vorn eingekrümmt sind; dabei wachsen sie lange Zeit am Ende, welches in der Spiralkrümmung verborgen liegt, fort, der Stiel und die unteren Laminatheile sind oft schon völlig entfaltet, wenn die Spitze noch fortwächst; erst mit dem letzten Wachsthum rollen sich die oberen Theile des Blattes auseinander. Auch brauchen die Farnblätter auffallend lange Zeit zu ihrer Entwickelung; z. B. bei Pteris aquilina und Aspidium filix mas werden sie zwei Jahre vor ihrer Entfaltung angelegt auch dabei ist ihre basifugale Entwickelung, die eben für Phyllome ungewöhnlich ist und eher dem Spitzenwachsthum der Caulome gleicht, sehr hervorstechend; es wird nämlich zuerst der Stiel des Blattes als ein kleiner säulenförmiger Körper gebildet, und dann erst entsteht an seiner Spitze die Anlage der Lamina, die sogleich mit ihrer Spitze sich abwärts biegend ihre schneckenförmige Einrollung in Folge hyponastischen Wachsthums beginnt (Fig. 410 *B*—*D*). Dabei lässt sich anfangs manchmal eine deutliche Scheitelzelle von zweiseitig keilförmiger Gestalt unterscheiden, die aber bald in eine Gruppe von randständigen Scheitelzellen übergeht; solche Gruppen von Randzellen vermitteln dann nicht nur das Spitzenwachsthum, sondern auch die Verzweigung der Lamina. Die letztere ist selten gabelig verzweigt, wie bei Platycerium, gewöhnlich fiederförmig und meist setzt sich diese Verzweigung in höhere Grade fort; die Verschiedenheiten, die in dieser Beziehung und in der Gestalt der Fiedern herrschen, bedingen den großen Reichthum an schönen Blattformen, durch welchen die Farne ausgezeichnet sind; nur bei wenigen Arten ist die Lamina unverzweigt, von linealischer bis eiförmiger Gestalt. Wie die Laubblätter der Phanerogamen ist auch das Farnblatt von Fibrovasalsträngen durchzogen, die als Nerven äußerlich hervortreten und deren verschiedener Verlauf mehr nur für die Systematik der Farne Werth hat. Ein wie großer Spielraum den Gestaltungsverhältnissen der Farnblätter gestattet ist, zeigt sich

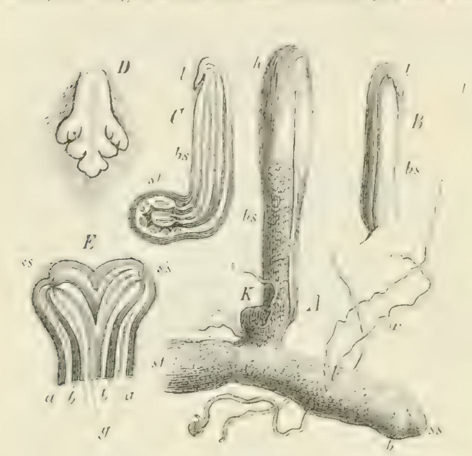


Fig. 410. Pteris aquilina. *A* Ende des Stammes *st*, dessen Scheitel bei *s s* und dessen jüngste Blattanlage bei *b*; *bs* Stiel eines Blattes im zweiten Jahre, bei *h* dessen durch Haare verhüllte Blattfläche; *K* eine Knospe am Rücken des Blattstieles; *w* Wurzeln. — *B* junges Blatt im zweiten Jahre, *bs* Stiel, *l* kleine von den Haaren befreite Blattfläche. — *C* Längsschnitt eines solchen Blattes mit dem Querschnitt *st* des Stammes zusammenhängend. — *D* die etwa 5mal vergrößerte junge Blattfläche eines solchen Blattes, von der Oberseite gesehen; es sind die ersten Fiederabschnitte angelegt. — *E* horizontaler Längsschnitt einer Gabelung des Stammes; *s s*, *s s'* die beiden Scheitel, *a a* braune Hautgewebe, *b b* braunes Sclerenchym, *g* Fibrovasalstränge. Nach Sachs.

auch darin, dass das Spitzenwachsthum der Lamina sogar periodische Unterbrechungen erfahren kann; bei vielen Gleichenien, Mertensien und Hymenophyllaceen bleibt die Entwickelung über dem ersten Fiederpaar stehen, so dass die Spitze wie eine Knospe in der Gabeltheilung zurückbleibt und erst in einer folgenden Vegetationsperiode sich weiter entwickelt, um dann nach Erzeugung neuer Fiedern abermals das Wachsthum zu unterbrechen. Und bei Lygodium wächst die Mittelrippe des Blattes ganz wie ein schlingender Stengel an der Spitze unbegrenzt fort, successiv immer neue, in weiten Abständen stehende gefiederte blattförmige Abschnitte erzeugend. Es wäre hiernach nicht unberechtigt, die Farnblätter eher als Caulome, nämlich als dorsiventrale blattförmige Sprosse, die sich ja auch bei manchen Phanerogamen wiederholen, zu betrachten, freilich als solche, an denen sich distincte Blätter noch nicht vom Caulomkörper differenzirt haben, wie denn das phylogenetisch auf nächst tieferer Stufe stehende Sporogonium der Moose auch noch ein solches morphologisch indifferentes Gebilde vorstellt. Dass die sogen. Farnblätter in Gestalt und Bau den Laubblättern der Phanerogamen gleichen, ist nur eine Anpassung an ihre analoge Function, die mit dem morphologischen Charakter derselben nichts zu thun hat.

Echte Wurzeln finden sich ziemlich allgemein bei den Farnen. Nur bei vielen Hymenophyllaceen fehlen sie; hier ist der dünne Stamm selbst mit Wurzelhaaren bekleidet oder gewisse Zweige desselben bleiben blattlos und nehmen ein wurzelähnliches Aussehen an. Die echten Wurzeln entspringen sowohl aus dem Stamm als auch aus dem Blattstielgrunde; sie sind dünn fadenförmig, meist von brauner bis schwarzer Farbe und mit zahlreichen Wurzelhaaren filzig bekleidet. Sie wachsen nach Nägeli und Leitgeb mittelst einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle; von dieser werden durch gewölbte Querwände Kappenzellen abgegrenzt, aus welchen die Wurzelhaube hervorgeht; Segmentzellen, welche entsprechend den drei Seitenflächen der Scheitelzelle in drei Reihen liegen, bauen den Wurzelkörper auf (vergl. I., S. 121 Fig. 73). Doch kommen nach Schwendener und Bower auch Uebergänge zu mehr Scheitelzellen (3—4), z. B. bei den Marattiaceen vor. Die Verzweigung der Wurzeln ist monopodial; die Seitenwurzeln entstehen nahe dem Wurzelscheitel aus Zellen der innersten Rindenschicht an der Außenseite der primordialen Gefäßstränge, sind also zweireihig, seltener drei- und vierreihig. Nach van Tieghem und Douliot entstehen die Seitenwurzeln sowohl an Wurzeln wie im Stamme aus je einer Zelle der Endodermis, also der innersten Rindenschicht; dadurch weicht die Mehrzahl der Pteridophyten von Lycopodium, Isoëtes und den Phanerogamen ab, wo das unter der Endodermis liegende Pericykel den Wurzeln den Ursprung giebt.

Die Farne besitzen eigenthümliche Haarbildungen, die sogen. Spreuschuppen, welche an den Stämmen und Blattstielen sitzen und besonders die jungen Theile der Knospen dicht verhüllen; es sind meist bräunliche oder dunkelbraune, trockenhäutige, flächenförmige, vielzellige Gebilde, die oft an der Basis mit einem kurzen Stielchen auf der Epidermis befestigt sind.

Die Gewebebildung erreicht bei den Farnen bereits eine ebenso hohe Differenzirung wie bei den Phanerogamen. Wir unterscheiden Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge. Nur bei den Hymenophyllaceen zeigen die Blätter noch keine Epidermis und daher auch keine Spaltöffnungen, indem sie aus einer einfachen Schicht chlorophyllhaltiger Zellen bestehen. Von diesen niedrigsten Farnen abgesehen, zeigt die Structur der Farnblätter die größte Aehnlichkeit mit derjenigen der Laubblätter der Phanerogamen (I., S. 210); jedoch weicht die Epidermis insofern ab, als ihre Zellen hier meist Chlorophyllscheiben enthalten; auch die Bildung der Spaltöffnungen ist hier abweichend (vergl. I., S. 146). Eigenthümlich verhalten sich die Fibrovasalstränge der Farne, erstens wegen ihres Baues, wonach sie zu den concentrischen gehören (vergl. I., S. 188); nur die der Ophioglossaceen sind collateral. Auch die Anordnung der Fibrovasalstränge im Stamme zeigt eigenartige Verhältnisse. Farne mit dünnen Stämmen besitzen einen einzigen axilen Strang (Hymenophyllaceen, Gleichenia, Lygodium, Schizaea etc.), die meisten ein Gefäßbündelrohr, von welchem die Zweige für die Blätter in der Weise abgehen, wie wir es I., S. 168 als den

besonderen Farntypus beschrieben haben; bisweilen wird dieses Bündelsystem noch verstärkt durch markständige Stränge oder durch markständige Bündelringe, oder auch durch rindenständige Bündel. Sehr häufig kommen im Grundgewebe braune harte Bänder oder Stränge von Sklerenchym vor (I., S. 221).

Vegetative Vermehrung kommt bei manchen Farnen dadurch zu Stande, dass lange herabhängende Blätter ihre Spitze auf die Erde legen und sich daselbst bewurzeln und neue Sprosse treiben (Chrysodium flagelliferum), häufiger durch Adventivknospen, die besonders bei vielen Aspleniumarten auf der oberen Fläche der Blattabschnitte oder an deren Basis regelmäßig gebildet werden und die, auf feuchten Boden gelegt, leicht zu kräftigen Pflanzen heranwachsen. Nach Bower finden sich bei einer Varietät von Asplenium filix femina, der die normalen Sporangien fehlen, an Stelle dieser grüne Bulbillen, welche aus verkümmerten Sporangien erwachsen und auf feuchter Erde zu normalen, mit Sexualorganen versehenen Prothallien sich entwickeln; und nach Bower kommt dieselbe Aposporie auch bei Trichomanes vor.

3. Die Sporangien sind Erzeugnisse der gewöhnlichen Blätter. Allerdings bilden sich oft nicht an allen Blättern der erwachsenen Pflanze Sporangien; zuweilen wechseln Gruppen fertiler mit Gruppen steriler Blätter regelmäßig ab, wie bei Struthiopteris germanica. Die fertilen Blätter können den sterilen im Uebrigen gleich sein oder sie unterscheiden sich von ihnen auch der Form nach, indem namentlich die Entwickelung der neben den Blattnerven liegenden grünen Blattmasse zurücktritt und das fertile Blatt oder der fertile Theil desselben wie eine mit Sporangien besetzte Aehre oder Rispe erscheint (Osmunda, Aneimia). Die Sporangien sind im reifen Zustande kleine rundliche, gestielte oder sitzende Kapseln; ihre Wand besteht aus einer einzigen Zellschicht, in welcher eine quer oder schief oder längs laufende Zellreihe durch besonders ausgebildete Zellen auffallend ist, welche als Ring (annulus) bezeichnet wird. Dieser bewirkt das Aufspringen des reifen Sporangiums, indem er beim Austrocknen sich so contrahirt, dass er nach außen concav wird und die Kapselwand rechtwinklig zur Ebene des Ringes aufreißt; über den Mechanismus dieses Vorganges ist I., S. 428 zu vergleichen. Die Sporangien befinden sich fast immer nur auf der Unterseite oder am Rande des Blattes und stehen gewöhnlich in zahlreichen Gruppen; jede Gruppe wird als Sorus bezeichnet (Fig. 411). Der Sorus enthält eine geringe oder auch größere Zahl von Sporangien und zwischen denselben häufig noch feine gegliederte Haare, die sogenannten Paraphysen. Der ganze Sorus wird häufig von einem Schleier (indusium) bedeckt (Fig. 412). Dies ist ein häutiges, meist nicht grünes Gebilde, welches den Sorus bald wie ein Dach überdeckt (oberständiges I.) bald von der Basis aus wie ein Kelch umgiebt (unterständiges I.) oder selbst wie eine Fruchtkapsel ganz einschließt. Das Indusium ist meist nur ein Product der Epidermis; in einigen Fällen jedoch besteht es aus einem Auswuchs des Blattgewebes selbst, ist dann mehrschichtig und trägt sogar Spaltöffnungen, wie z. B. bei Lygodium, wo jedes einzelne Sporangium von einer taschenförmigen Wucherung des Blattgewebes, wie von einem Deckblatt verhüllt ist. Die am Rande des Blattes stehenden Sporangien von Pteris, Allosorus, Cheilanthes besitzen ein falsches Indusium; dieses wird nur von dem über den Sorus zurückgeschlagenen oder eingerollten Blattrande vorgestellt, ist also keine Neubildung des Blattes, wie die echten Indusien. Je nach der Stellung der Sori unterscheiden wir verschiedene Typen. Bei Acrostichum und Verwandten stehen die Sporangien sowohl über den Nerven wie über dem Mesophyll und bedecken die ganze Unterseite des Blattes. Gewöhnlich sind die Sori aber an die Nerven gebunden. Letztere sind an den Stellen, wo sie die Sori tragen, entweder unverändert oder polsterartig ange-

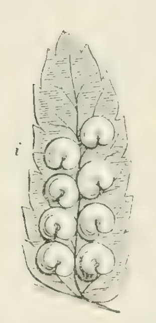


Fig. 411. Aspidium filix mas, Unterseite eines Fiederblättchens, acht Sori mit Schleier *i* zeigend. 2mal vergrößert. Nach Sachs.

schwollen zu einem Receptaculum, welches der Placenta in den Blüthen der Phanerogamen analog ist. Bei den Hymenophyllaceen treten die die Sori tragenden Nerven über den Blattrand vor. Sonst sitzen die Sori an den in der Blattfläche verlaufenden Nerven, und zwar entweder auf dem Ende eines Nerven (endständiger Sorus) oder im Verlaufe des Nerven gerade auf dem Rücken desselben (rückenständiger oder dorsaler Sorus) oder der Sorus läuft an der Seite des Nerven auf mehr oder weniger lange Strecken hin (seitenständiger oder lateraler Sorus).

Die Sporangien entstehen nur aus Epidermiszellen, sind also morphologisch als metamorphosirte Trichome zu betrachten. Eine einzige Epidermiszelle wächst zu einer Papille aus (Fig. 413, S. 200), die durch eine Querwand abgegrenzt wird und den Anfang eines Sporangiums darstellt. Die papillenförmige Zelle verlängert sich und theilt sich durch eine Querwand, aus der unteren Zelle wird durch Quer- und Längstheilungen der Stiel, aus der oberen die eigentliche Kapsel; diese obere Zelle ist ungefähr halbkugelig und wird durch vier hintereinander erfolgende Theilungen in vier planconvexe Wandungszellen und eine tetraedrische Innenzelle umgewandelt

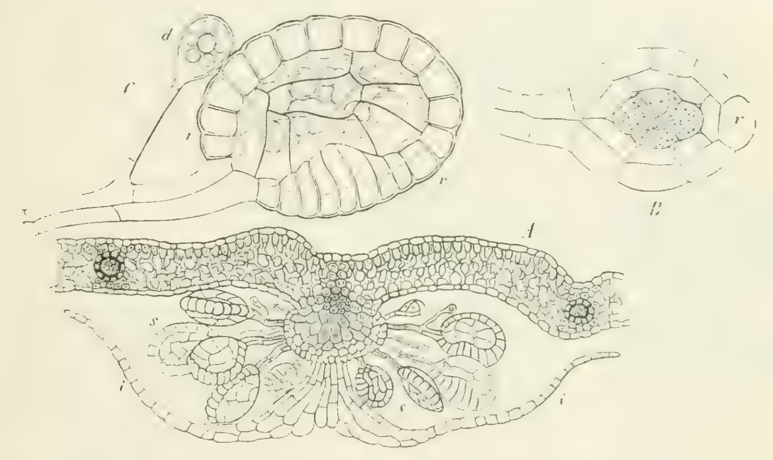


Fig. 412. Aspidium filix mas. *A* Querschnitt des Blattes mit einem Sorus; *s* Sporangien. *i* Indusium. — *B* junges Sporangium, der Ring steht senkrecht zur Papierebene, *r* seine oberste Zelle; im Innern sind vier aus der Theilung des Archespors hervorgegangene Zellen sichtbar. — *C* Seitenansicht eines fast reifen Sporangiums, *r r* Ring. *d* eine gestielte Drüse am Sporangienstiele; durch die Zellen der Kapselwand scheinen die jungen Sporen durch. Nach Sachs.

(Fig. 413 *A*). Die Innenzelle ist das Archespor, d. h. von ihr stammen die Mutterzellen der Sporen ab. Während aus den Wandungszellen durch weitere Theilungen senkrecht zur Oberfläche die ganze Sporangienwand und der Ring erzeugt wird, bildet das Archespor noch einmal vier tafelförmige Segmente, welche parallel den äußeren Wandungszellen liegen und sich dann ebenfalls senkrecht zur Oberfläche weiter theilen (Fig. 414 *B*) und wohl auch in zwei Schichten zerfallen können, welche zusammen die Tapetenzellen ausmachen. Während nun das tetraedrische Archespor durch successive Zweitheilung (Fig. 415 *C*) die Sporenmutterzellen bildet, deren Zahl gewöhnlich 16 erreicht, werden die Tapetenzellen aufgelöst; dadurch und durch das fortdauernde Flächenwachsthum der Wandschicht wird der Innenraum des Sporangiums so bedeutend erweitert, dass die Sporenmutterzellen ganz frei in der das junge Sporangium erfüllenden Flüssigkeit schwimmen (Fig. 412, *C*). Jede Sporenmutterzelle zerfällt, nachdem ihr Kern zuerst in zwei Kerne und jeder derselben sich nochmals getheilt hat, in vier mit je einem Kern versehene Sporenzellen, die bald tetraedrisch, bald aber auch anders gelagert sind. Die hier beschriebene Entwickelung der Sporangien, die von Rees, Kny u. A. beobachtet worden ist, dürfte

allgemein für die Farne zutreffen; nur unwesentliche Abweichungen davon sind bisher bekannt geworden.

Die Sporen lassen ein cuticularisirtes, braunes, meist mit Leisten versehenes Exosporium oder eine Exine und eine innere Cellulosehaut, das Endosporium oder die Intine unterscheiden; häufig sind dem Exosporium noch eine oder mehrere Häute aufgelagert, welche aus dem Protoplasma oder der Zellwand der Mutterzelle entstehen und für welche LEITGEB hier, ebenso wie bei anderen Gefäßkryptogamen und Moosen den Ausdruck Perinium gebraucht. Der Protoplasmainhalt der Sporen zeigt oft Oeltropfen, bei einigen Farnen auch Chlorophyll.

1. Reihe. **Planithallosae.** Prothallium oberirdisch, flach blattartig und chlorophyllhaltig, wie oben beschrieben. Sporangien meist in Soris, die häufig von einem Schleier bedeckt sind; Sporangienwand in der Regel mit einem Ring.

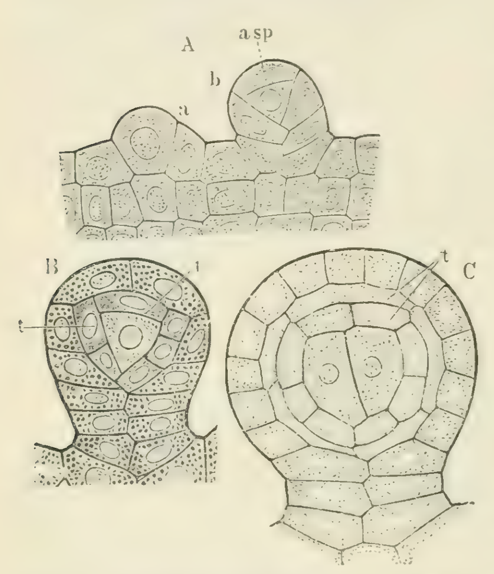


Fig. 413. Entwickelung des Sporangiums von Ceratopteris thalictroides, nach der Altersfolge *A*—*C*; *a* die sich vorwölbende Epidermiszelle, aus welcher ein Sporangium entsteht, *b* nächstes Stadium, wo Wandzellen und Archespor *asp* durch Zelltheilungen angelegt sind; *t* die von dem Archespor abgegrenzten Tapetenzellen, die in *C* sich ebenso wie die Wandzellen durch Theilungen vermehrt haben. 300fach vergrößert. Nach KNY.

1. Familie. Hymenophyllaceae. Blätter meist mit einschichtiger Lamina, ohne Epidermis. Sorus randständig auf nackten Nervenenden (Columella oder Placenta), an welchen die Sporangien in basipetaler Folge entstehen, von einem becherförmigen Schleier umgeben; Sporangien mit querlaufendem vollständigem Ringe, daher der Länge nach aufspringend. Kleine, krautartige Farne, 200 Arten, meist in den Wäldern der Tropen. — Hymenophyllum.

2. Familie. Polypodiaceae. Blätter mit vollkommenem Mesophyll und Epidermis, wie bei allen folgenden Familien, Sori auf der Unterseite der meist unveränderten Blätter; Sporangien mit unvollständigem (an der Basis nicht geschlossenem) verticalem Ringe, daher quer aufspringend. Krautartige, wenige baumartige Farne, 2800 Arten in der gemäßigten, subtropischen und tropischen Zone. — Pteris, Adiantum, Allosorus, Cheilanthes, Aspidium, Asplenium, Blechnum, Polypodium, Acrostichum, Platycerium, Chrysodium.

3. Familie. Cyatheaceae. Sporangien mit vollständigem und schiefem Ring. Der Sorus oft von einem becherförmigen oder kapselartig geschlossenen Indusium umgeben. Baumfarne, 300 Arten, meist in der tropischen und subtropischen Zone. — Cyathea.

4. Familie. Gleicheniaceae. Sporangien sitzend, meist zu drei oder vier zu einem Sorus ohne Schleier vereinigt, auf der Unterseite gewöhnlicher Blätter, mit vollständigem querlaufendem Ringe, daher längs aufspringend. 40 meist tropische und subtropische Arten. — Gleichenia.

5. Familie. Schizaeaceae. Sporangien sitzend, mit einem scheitelständigen Ringe, der Länge nach aufspringend, meist an verschmälerten, ähren- oder rispenförmigen Blattabschnitten, meist ohne Schleier. Jedes Sporangium bildet hier einen (monangischen) Sorus. Stamm schwach entwickelt; Blätter bei Lygodium windend. 70 meist tropische Arten. — Schizaea, Lygodium.

6. Familie. Osmundaceae. Sporangien sehr kurz oder dick gestielt, ohne

deutlichen Ring, nur mit einer Gruppe eigenthümlich geformter Zellen auf der einen Seite des Scheitels, auf der andern Seite longitudinal aufspringend, meist an verschmälerten rispenförmigen Blattabschnitten. Elf Arten in der gemäßigten und tropischen Zone. — Osmunda, Todea.

7. Familie. Marattiaceae. Die Sori sitzen auf der Unterseite gewöhnlicher Blätter; die Sporangien, aus denen sie bestehen, sind bei Angiopteris unter sich frei,

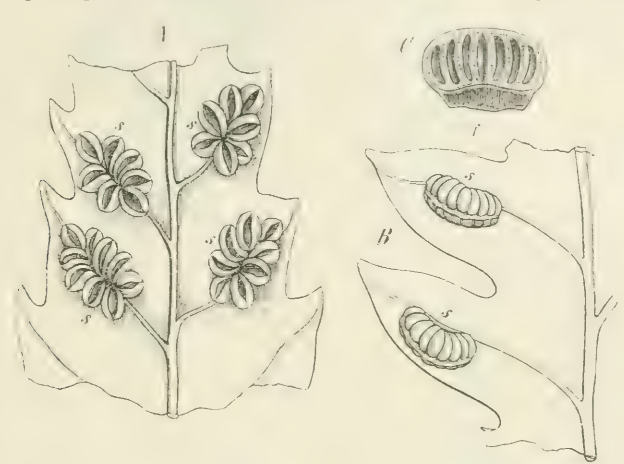


Fig. 414. *A* Unterseite des oberen Theiles eines Foliolum von Angiopteris caudata mit den Soris *s*. — *B* einige Zähne des Blattrandes einer Marattia mit den Soris *s*. *C* ein halber Sorus mit den geöffneten Fächern. Nach Sachs.

bei Marattia verwachsen, gleichsam einen mehrfächerigen Sorus bildend. Jedes Sporangium springt auf seiner Innenseite durch einen Längsspalt auf; die Wand besteht aus mehreren Zellschichten und zeigt keine Ringbildung mehr (Fig. 414). Die Sporangien gehen hier aus Gruppen von Epidermiszellen hervor. Der Stamm bildet meist einen knollenförmigen Körper, dessen Oberfläche ganz mit Blattgebilden bedeckt ist. Die Blätter sind von bedeutender Größe, meist kräftig verzweigt und besonders durch die am Grunde sitzenden dickfleischigen Wucherungen ausgezeichnet, welche an die Nebenblätter höherer Pflanzen erinnern. Durch die Sporangienbildung nähern sich die Marattiaceen der folgenden Reihe, doch sind sie noch durch das tiefgrüne herzförmige oberirdische Prothallium mit den vorhergehenden Familien verbunden, wiewohl sie durch die in dem Prothalliumgewebe eingesenkten Antheridien auch bereits Anklänge an die folgende Reihe zeigen. 25 tropische und viele fossile Arten in den älteren Formationen. — Angiopteris, Marattia, Danaea.



Fig. 415. Botrychium Lunaria. *A* Prothallium im Längsschnitt *ac* Archegonium, *an* Antheridien, *w* Wurzelhaare. 50fach vergrößert. — *B* Längsschnitt des unteren Theiles einer jungen Pflanze im September; *st* Stamm, *b*, *b'*, *b''* Blätter nach der Altersfolge. 20fach vergrößert. Nach Hofmeister.

2. Reihe. **Tuberithallosae.** Prothallium unterirdisch, knollenförmig, chlorophylllos, mit eingesenkten Antheridien und Archegonien. Die Blätter tragen an

besonderen Auszweigungen die großen randständigen Sporangien, die aus Zellgruppen sich entwickeln und keinen Ring besitzen.

8. Familie. **Ophioglossaceae.** Die Prothallien sind kleine unterirdisch wachsende, chlorophyllfreie parenchymatische Gewebekörper, deren Oberfläche überall mit Wurzelhaaren bekleidet ist; Antheridien und Archegonien kommen auf demselben Prothallium vor und sind beide ziemlich gleichmäßig über die ganze Oberfläche desselben vertheilt, beide in das Gewebe vollständig eingesenkt (Fig. 415, S. 201). Die Embryobildung ist noch unbekannt. Die fertige Pflanze ist ein krautartiges Gewächs, mit sehr reducirtem Stamm, auf welchem meist immer nur ein Blatt auf einmal entwickelt ist. Ein in der Erde verborgener kurzer gerader Stamm geht nach oben in die scheidenförmige Basis des Blattes über. Der Stammscheitel ist tief in den Blattscheiden verborgen und zeigt eine dreiseitige Scheitelzelle. Bei Botrychium sieht man jedes jüngere Blatt in dem nächst älteren völlig eingeschlossen, und da in jedem Jahre immer nur ein Blatt zur Entwickelung kommt, so sind hier die Anlagen von Blättern schon für mehrere Jahre voraus vorhanden (Fig. 416). Normal entspringt unter jedem Blatte eine Wurzel, die dann für längere Zeit bleibt. Das Blatt besteht aus einem sterilen und einem fertilen Theile. Der letztere, der Sporangienstand oder das Sporophyll, stellt eine Verzweigung des Blattes dar, welche aus der axilen Seite desselben entspringt. Bei Ophioglossum vulgatum ist der äußere sterile wie der fertile Zweig unverzweigt (Fig. 417 *A*), bei Botrychium sind beide Theile in parallelen Ebenen fiederförmig verzweigt (Fig. 417 *B*). Auch betreffs der Fibrovasalstränge weichen die Ophioglossaceen von den echten Farnen ab und nähern sich mehr den Phanerogamen, indem dieselben collateral (I., S. 167) gebaut sind und nach Russow und van Tieghem ein Cambium zwischen Holz und Phloëm besitzen, welches ein wenn auch schwaches secundäres Dickenwachsthum bedingt. Die Sporangien sitzen hier an metamorphosirten Fiederblättchen, bilden daher zwei Reihen am Rande des Sporophylls oder seiner Zweige, erscheinen aber später auf dessen Innenseite gerückt. Sie gehen nach Göbel hier ebenfalls aus einer vielzelligen Gruppe von Zellen hervor, die aus der Theilung ursprünglicher Epidermiszellen sich herleitet, später aber in das Gewebe des Sporophylls eingesenkt wird. Die Sporangien haben die Form rundlicher Kapseln, die eine mehrschichtige Wand und keinen Ring wie die echten Farne besitzen; sie öffnen sich durch einen Querspalt; die Stelle der Wand, wo der letztere später auftritt, hat frühzeitig zartwandigere und kleinere Zellen, die dann zerreißen. In den jungen Sporangienanlagen unterscheidet man wiederum ein Archespor, aus welchem das sporogene Gewebe hervorgeht, und zwischen diesem und der Epidermis mehrere Lagen tafelförmiger Zellen (Tapetenzellen), welche später desorganisirt werden; auch sonst zeigt die Sporenbildung Uebereinstimmung mit derjenigen der übrigen Farne. Etwa zwölf Arten

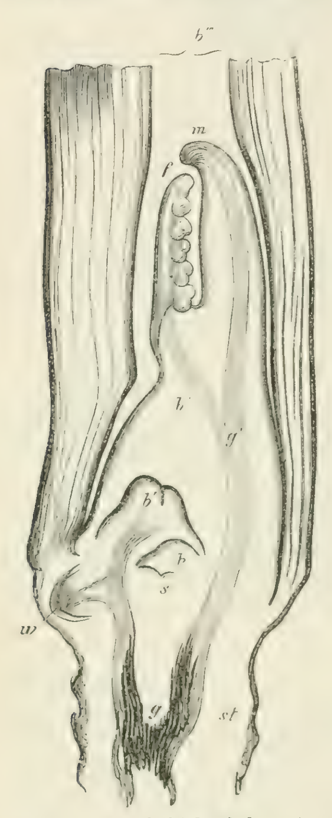


Fig. 416. Längsschnitt durch den unteren Theil einer entwickelten Pflanze von Botrychium Lunaria; *st* Stamm, *g g'* Fibrovasalstränge, *w* junge Wurzel, *s* Stammscheitel, *b'''* Grund des diesjährigen Blattes, *b''* nächstjähriges Blatt, woran der sterile Theil *m* und der fertile *f* bereits angelegt sind, *b'* Blatt des übernächsten Jahres, *b* Blattanlage für das drittnächste Jahr. Ungefähr 10fach vergrößert. Nach Sachs.

in der gemäßigten und tropischen Zone. — Ophioglossum, Botrychium, Helminthostachys.



Fig. 417. *A* Ophioglossum vulgatum, *B* Botrychium Lunaria, beide in natürlicher Größe. *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Blattfläche *b* von der fertilen *f* sich trennt. Nach Sachs.

Literatur. Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig 1856. — Ueber die Hymenophyllaceen. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. VII. 1864. — Ueber Seitenknospen bei Farnen. Daselbst 1860. — de Vries und Harting, Monographie des Marattiacées. Leiden und Düsseldorf 1853. — Hofmeister, Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. V. 1857. — Verzweigung der Farne. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. III. pag. 278. — Rees, Entwickelung des Polypodiaceensporangiums. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. 1866. — Strasburger, Befruchtung der Farnkräuter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. 1869. — Kny, Bau und Entwickelung des Farnantheridiums. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. Mai 1869.. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VII. — Entwickelung der Parkeriaceen. Nova acta Acad. Leop. Carol. XXXVII. 1875. — Russow, Vergleichende Untersuchungen. Petersburg 1872. — Janczewsky, Vergleichende Untersuchungen über Entwick. d. Archegonien. Botan. Zeitg. 1872. pag. 418. — Lürssen, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Farnsporangien. Leipzig 1872. — Schenk und Lürssen, Mittheil. aus d. Gesammtgebiet d. Bot. I. 1872. und II 1875. — Holle, Vegetationsorgane der Ophioglosseen

und Marattiaceen. Botan. Zeitg. 1875. — Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. Leipzig 1875 u. 1881. — Flora 1878 und Botan. Zeitg. 1881. pag. 753. — Tschistiakoff, Die Sporangien und Sporen der Polypodiaceen. Nuovo Giorn. Botan. Ital. VI. und Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XIX. — Goebel, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme. Botan. Zeitg. 1877. — Beiträge zur vergl. Entwickelungsgeschichte der Sporangien. Botan. Zeitg. 1880 und 1881. — de Bary, Ueber apogame Farne. Botan. Zeitg. 1878. pag. 449. — Cramer, Geschlechtslose Vermehrung des Farnprothalliums. Denkschr. der Schweiz. naturf. Ges. 1880. — Bauke, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. X und XI. — Rauwenhoff, Botan. Zeitg. 1879. pag. 441. — Leitgeb, Studien über Entwickelung der Farne. Sitzungsber. d. Wiener Akad. LXXX. — Jonkmann, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Botan. Zeitg. 1878. pag. 129. — Celakovsky, Untersuchungen über die Homologien der generativen Producte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefäßkryptogamen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIV. pag. 291. — van Tieghem, Sur quelques points de l'anatomie des Crypt. vasc. Bull. de la soc. bot. de France 1883. pag. 169. — Sadebeck, Die Gefäßkryptogamen in Schenk, Handbuch der Botanik I. 1879. — Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Daselbst III. 1884. pag. 382. — Klein, Organbildung und Wachsthum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Botan. Zeitg. 1884. pag. 577. — Bower, On Apospory in ferns. Journ. of the Linn. Soc. London XXI pag. 360. — Transact. Linn. Soc. London 1887. pag. 301 und Ann. of Botan. 1888. I. pag. 269. — On the apex of the Root in Osmunda and Todea. Quart. Journ. of Microsc. Science. New ser. 25. pag. 75. — Campbell, Zur Entwickelungsgeschichte der Spermatozoiden. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. pag. 120. — Belajeff, Bau und Entwickelung der Spermatozoiden bei den Gefäßkryptogamen. Daselbst 1889. pag. 122. — van Tieghem und Douliot, Origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VIII. pag. 1.

§ 112. 2. Unterklasse. **Heterospore Filicales, Hydropterides** (Rhizocarpeae). Die Sporen sind von zweierlei Art: Mikrosporen mit männlichem Charakter, Makrosporen mit weiblichem Charakter. Erstere erzeugen bei der Keimung ein rudimentäres Prothallium, welches mit der Bildung von Antheridien seine ganze Entwickelung beschließt, letztere bringen dagegen an ihrem kleinen, mehr oder weniger in der Spore verbleibenden Prothallium die Archegonien hervor; nur aus ihnen entwickelt sich also eine Pflanze. Die Sporangien sind in metamorphosirten Blattverzweigungen eingeschlossen und von zweierlei Art: Mikrosporangien und Makrosporangien, je nachdem sie nur Mikrosporen oder Makrosporen erzeugen, und zwar enthalten die ersteren zahlreiche kleine Mikrosporen, die letzteren je eine große Makrospore.

1. Die proembryonale Generation. Die Geschlechtsorgane sind hier zuerst von Nägeli 1846 entdeckt, die näheren Vorgänge der Befruchtung und Embryobildung aber zuerst von Hofmeister und Mettenius, weiterhin auch von Hanstein, Pringsheim u. A. aufgeklärt worden. Die Mikrosporen werden bei Salvinia nicht aus dem Mikrosporangium entleert; sie keimen innerhalb desselben und jede von ihnen treibt einen die Wandung des Sporangiums durchbrechenden Schlauch (Fig. 118). In diesem werden durch zwei Scheidewände zwei Endzellen abgegrenzt, welche das Antheridium darstellen, während der untere Theil des Schlauches als das auf eine Zelle reducirte Prothallium anzusehen ist. Bei Marsilia und Pilularia werden zwar die Mikrosporen aus dem Sporangium entleert, aber die Zelltheilungen erfolgen innerhalb der Mikrospore; letztere theilt sich nämlich ebenfalls in drei Zellen, von denen eine sehr klein ist und das Prothallium darstellt, die andern beiden aber das Antheridium bilden. Die beiden Zellen des Antheridiums zerfallen bei Salvinia in

je 4, bei den Marsiliaceen in je 16 Spermatozoidenmutterzellen. Nach Campbell sollen jedoch die Antheridiumzellen von einer einschichtigen Wand, wie bei den echten Farnen umgeben sein. Die Spermatozoiden entstehen ähnlich wie bei den echten Farnen, nämlich der Hauptsache nach aus dem Kern der Mutterzellen, wobei das nicht verwendete Protoplasma eine mit Stärkekörnchen erfüllte Blase bildet, die gewöhnlich dem schraubig gewundenen Körper des Spermatozoides anhaftet (Fig. 419). Bei Salvinia werden die Spermatozoiden durch Querrisse, welche in den Antheridienzellen entstehen, bei den Marsiliaceen durch Zersprengung des Exosporiums und durch Aufplatzen des als eine Blase hervorgetretenen Endosporiums in Freiheit gesetzt (Fig. 419).

Auch bei der Keimung der Makrosporen tritt die Tendenz hervor, dass sich das Prothallium immer mehr in den Raum der Spore zurückzieht. Letztere, von ansehnlicher Größe und ungefähr eiförmiger Gestalt, hat am Scheitel eine Papille (Fig. 419), der linsenförmige Raum innerhalb der letzteren wird von feinkörnigem Protoplasma erfüllt, während der untere bei weitem größte Theil der Makrospore hauptsächlich große Stärkekörner, Fetttropfen, Eiweißstoffe etc. enthält; dieses

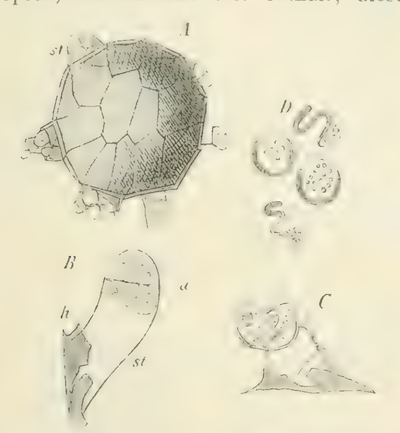


Fig. 418. Salvinia natans. *A* Mikrosporangium mit durchbrechenden Mikrosporenschläuchen *st*; ungefähr 100fach vergrößert. — *B* einer dieser Schläuche *st* aus der Mikrosporangienhülle *h* hervortretend; etwa 200fach vergrößert; *a* das noch geschlossene Antheridium. — *C* mit entleertem Antheridium. — *D* Spermatozoiden, 500fach vergrößert. Nach Pringsheim.

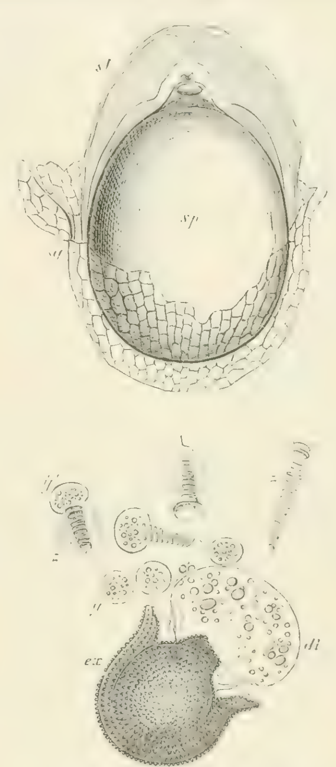


Fig. 419. Marsilia salvatrix. Oben eine Makrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben liegenden Scheitelpapille, in der zerrissenen Wand *sg* des Makrosporangiums, 30fach vergrößert. — Unten eine geplatzte Mikrospore nach Entleerung der Spermatozoiden, welche aus einem schraubigen Körper *z* und aus Blasen mit Stärkekörnchen *y* bestehen; *ex* Episporium, *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

sind die Reservenährstoffe, welche bei der Keimung zur Ernährung des Protholliums und des jungen Embryos dienen. Darum trennt sich auch hier das Prothallium nicht von der Makrospore und vegetirt nicht selbständig. Eine beträchtlichere Größe erreicht es noch bei Salvinia (Fig. 420); es tritt zwischen den Lappen des Exosporiumscheitels als ein chlorophyllreiches dreiseitiges Gewebepolster mit sattelartig erhobenem Rücken hervor; die Vorderseite ragt höher empor und da, wo sie mit den beiden anderen Seiten zusammentrifft, wachsen die beiden Ecken später zu langen flügelartig neben der Makrospore hinabhängenden Fortsätzen aus. Auf der Mitte des Rückens

hinter der Vorderseite steht das erste Archegonium; es folgen dann noch zwei rechts und links davon stehende; eine weitere Anzahl Archegonien wird aber nur dann gebildet, wenn keins der beiden ersten befruchtet worden ist. Bei den Marsiliaceen entsteht aus der in der Scheitelpapille liegenden linsenförmigen Zelle ein aus zwei Zelllagen bestehendes, ebenfalls chlorophyllhaltiges Prothallium, welches aus der mittleren Zelle seiner oberen Zelllage ein einziges Archegonium bildet, welches später dem Prothallium ganz eingesenkt erscheint; später tritt das Prothallium als halbkugeliger Gewebekörper aus der Scheitelpapille der Makrospore hervor, nachdem er die Sporenhäute daselbst zerrissen hat, und bleibt in der Tiefe des von den äußeren Hautschichten der Makrospore gebildeten Trichters verborgen (Fig. 421). In dem letzteren sammeln sich auch die Spermatozoiden bei Marsilia in grosser Zahl und dringen in

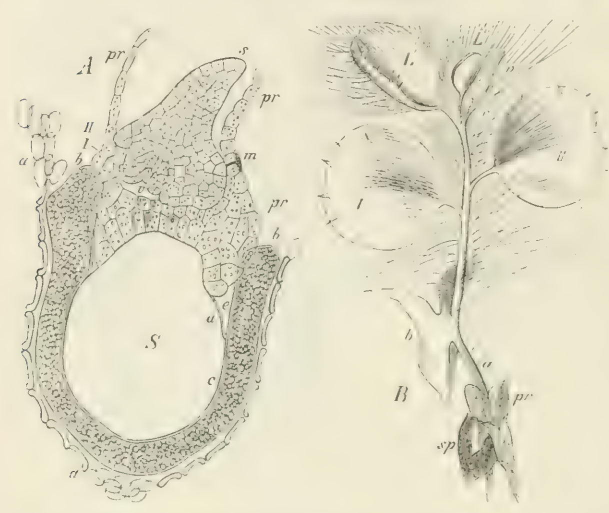


Fig. 420. Salvinia natans. *A* Längsschnitt durch die Makrospore *S*, Prothallium *pr* und Embryo, der das letztere durchbrochen hat; *a* die Zellschicht des Sporangiums, *b* Episporium, *c* innere Sporenhaut, *e* deren Fortsetzung, *d* das Diaphragma, welches das Prothallium vom Sporenraume trennt, *s* Schildchen, *I, II* die ersten Blätter, *v* Stammscheitel des Embryo. Ungefähr 70fach vergrößert. — *B* ältere Keimpflanze mit der Spore *sp*, dem Prothallium *pr*; *a* Stielchen, *b* Schildchen, *I, II* erstes und zweites einzelnes Blatt, *L, L'* Luftblätter des ersten Quirles, *w* dessen Wasserblatt, 20fach vergrößert. Nach Pringsheim.

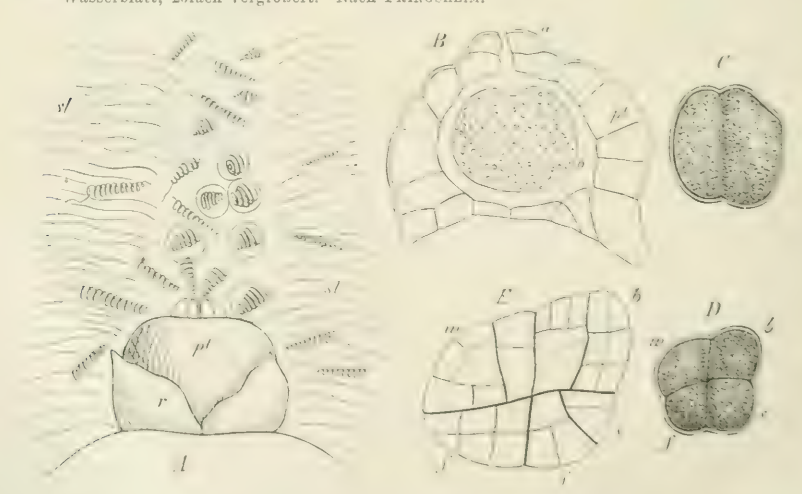


Fig. 421. Marsilia salvatrix. *A* Prothallium *pt* aus zerrissenen Hauttheilen *r* der Spore hervorragend, *sl* die den Trichter bildenden Schleimschichten mit zahlreichen Spermatozoiden. Nach Sachs. — *B* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliums *pt* mit dem Archegonium *a* und der Eizelle *o*. — *C–E* junge Embryonen in verschiedenen Entwickelungsstadien, *s* Stammscheitel, *b* Blatt, *w* Wurzel, *f* Fuß. *B–E* nach Hanstein.

den Archegoniumhals ein. Nach der Befruchtung verdoppelt sich die die Eizelle umgebende Gewebeschicht, und die äußeren Zellen wachsen zu langen Wurzelhaaren aus. Die Archegonien der Hydropterides stimmen in allen wesentlichen Punkten, insbesondere auch in der Bildung einer Halskanalzelle und einer von der Centralzelle sich absondernden Bauchkanalzelle mit denjenigen der echten Farne überein.

2. Die zweite oder embryonale Generation. Die Entwickelung des Embryo aus der Eizelle ist hier gerade so wie bei den echten Farnen (S. 194), insbesondere was die Bildung des Fußes, der Wurzelanlage, der Stammanlage sowie der Anlage des ersten Blattes oder Cotyledons aus den Octanten der Eizelle anlangt (Fig. 421 *C—E*). Aus dem Embryo entwickelt sich nun die fertige Pflanze, die je nach Gattungen ziemlich verschiedenartige Gliederung und Gestaltung aufweist.

Bei Salvinia (Fig. 420, S. 206) steht der Cotyledon, der hier auch als Schildchen bezeichnet wird, in der Mitte auf dem Rücken des Embryo. Die Stammanlage hat anfangs eine dreiseitige Scheitelzelle, deren Segmentirung aber bald in die einer zweischneidigen übergeht, und die Segmente liegen dann schon von Anfang an rechts und links, womit die dorsiventrale Form der Pflanze ihren Anfang nimmt. Nicht aus jedem Segmente, sondern immer erst nach einer gewissen Anzahl solcher wird ein Blatt gebildet. Zuerst folgt noch ein zweites und drittes einzeln stehendes Luftblatt, und dann kommen die für diese Pflanze charakteristischen Blattquirle zur Entwickelung. Das auf der Bauchseite stehende Blatt eines jeden Quirls ist ein Wasserblatt: es stellt einen Büschel langer, in das Wasser hinabhängender, mit Haaren bekleideter Fäden dar (Fig. 426 *A*, S. 210); diese ersetzen physiologisch die Wurzeln, die bei dieser Pflanze ganz fehlen. Die zwei anderen auf der Rückenseite des Stammes entspringenden Blätter des Quirls sind grüne Luftblätter mit ganzer ovaler Spreite, die den für Wasserpflanzen charakteristischen Bau, d. h. große gekammerte Lufträume (I., S. 109) besitzt (Fig. 426 *D*, S. 210). Die dreigliedrigen Quirle alterniren; es bilden also die Wasserblätter zwei Reihen links und rechts an der Bauchseite, die Luftblätter aber vier Reihen auf der Rückenseite. Nach PRINGSHEIM entspringt der Blattquirl aus einer Querscheibe des langen Vegetationskegels (Fig. 422); jedes Blatt entsteht aus einer Zelle dieser Querscheibe, die sich hervorwölbt und als Blattscheitelzelle nach zwei Seiten hin Segmente bildend fortwächst.

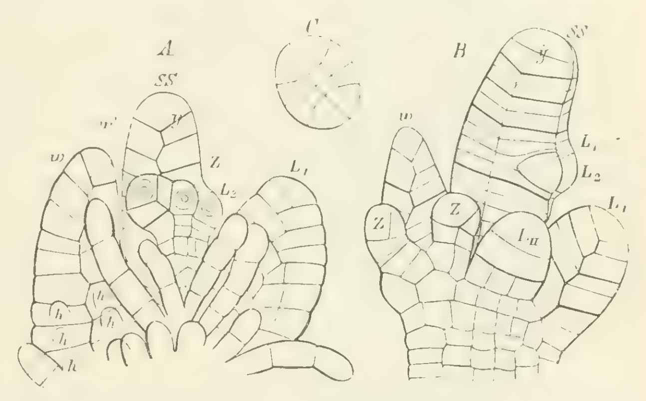


Fig. 422. Gipfel des horizontal schwimmenden Stammes von Salvinia. *A* Unterseite, *B* linke Seite, *C* Querschnitt des langen Vegetationskegels. *ss* Stammscheitelzelle, *y* letzte Theilungswand derselben, *w* Wasserblatt, *z* dessen seitliche Zipfel, *L L* Luftblätter, *h h* Haare. Nach PRINGSHEIM.

Azolla, ein kleines moosähnliches, horizontal schwimmendes Wasserpflänzchen, ist ebenfalls dorsiventral: nach STRASBURGER erzeugt eine Scheitelzelle eine rechts und eine links liegende Reihe von Segmenten, aus denen alsbald acht Längsreihen von Zellen werden. Aus einer rechts und links liegenden Reihe der Rückenseite entstehen die beiden Reihen der alternirend stehenden zweilappigen Blätter mit einem schwimmenden und einem untergetauchten Lappen. Aus den beiden benachbarten Zellreihen der Bauchhälfte des Stammes entspringen die Zweige des Stammes, und aus den beiden unteren Bauchreihen echte Wurzeln.

Marsilia (Fig. 423) bildet bei der Keimung einen an der Oberseite der Stammanlage stehenden kleinen linealischen Cotyledon, neben welchem sehr bald die erste Wurzel erscheint. Die dreiseitige Segmentirung der Stammscheitelzelle bleibt hier auch bei der erwachsenen Pflanze erhalten, eine Reihe von Segmenten liegt nach unten, zwei andere an der Rückenseite des Stammes. Der Stamm ist auch hier dorsi-

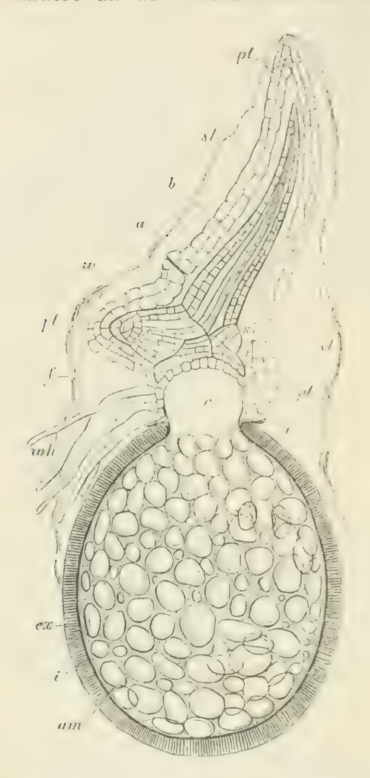


Fig. 423. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryo; *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen, *ex* das aus Prismen bestehende Episporium, *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem das Prothallium *pt* aufsitzt, *wh* dessen Wurzelhaare, *a* Archegonium, *f* Fuß des Embryo, *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt, durch welches das Prothallium ausgedehnt wird, *sl* Schleimhülle der Spore, welche noch jetzt das Prothallium einhüllt. Ungef. 60fach vergrößert. Nach Sachs.

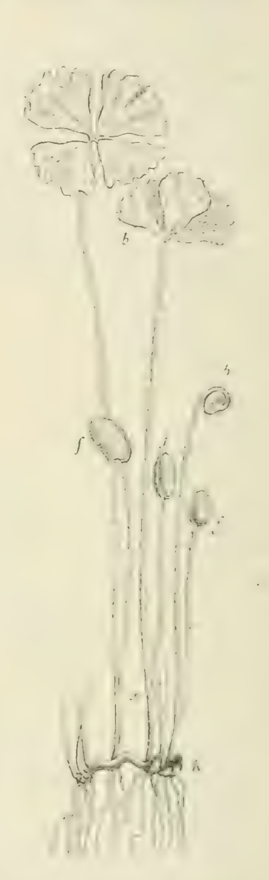


Fig. 424. Marsilia salvatrix, *K* Endknospe des horizontalen bewurzelten Stammes, *b b* Blätter, *f f* die Sporenfrüchte, bei *x* aus den Blattstielen entspringend, in $^1/_2$ der natürlichen Größe. Nach Sachs.

ventral und wächst in horizontaler Richtung im nassen Boden (Fig. 424). Seine Unterseite trägt echte Wurzeln, welche wie die der Farne mit dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle wachsen. Die Rückenseite des Stammes trägt die Blätter alternirend in zwei Reihen, und zwar werden auch hier von den rückenständigen Segmenten der Stammscheitelzelle nur gewisse zur Bildung der Blätter, die anderen zur Internodienbildung des Stammes verwendet. Auf den Cotyledon folgen zunächst Primordialblätter mit kurzem Stiel und ganzer, dann zwei-, dann viertheiliger Spreite, und dann erst

erscheinen die normalen anfangs eingerollten Blätter mit langem Stiel und aus vier Blättchen zusammengesetzter Lamina (Fig. 424). Pilularia stimmt in allen diesen Verhältnissen mit Marsilia überein, doch sind hier sämmtliche Blätter lang, fadenförmig, anfangs ebenfalls eingerollt (Fig. 425).

Die Gewebebildung schließt sich im Wesentlichen derjenigen der echten Farne an, insbesondere was den Verlauf der Gefäßbündel und deren Bau anlangt, der auch hier ein concentrischer ist.

3. Die Sporangien sind auch hier Erzeugnisse der gewöhnlichen Blätter, aber sie sind in eigenthümlichen Bildungen, die als Kapseln erscheinen und metamorphosirte Auszweigungen des Blattes darstellen, eingeschlossen. Diese Bildungen werden als Sporenfrüchte (conceptacula) bezeichnet. Bei Salvinia sind es büschelig stehende, metamorphosirte Abschnitte der Wasserblätter, kuglige Behälter, gebildet aus einer gleich den Blättern Lufthöhlen enthaltenden, mit Spaltöffnungen und Haaren ausgestatteten, ringsum geschlossenen Wand (Fig. 426, S. 210). Sie haben einen kurzen, von einem Fibrovasalstrange durchzogenen Stiel, der sich in den Innenraum als Mittelsäule (Receptaculum oder Placenta) fortsetzt und hier auf einer kopfartigen Anschwellung zahlreiche Sporangien trägt. Die einen dieser Früchte enthalten nur Makro-, die anderen nur Mikrosporangien (Fig. 426 *B*), beide sind aber übrigens einander gleich; auf jedem Blatte finden sich in der Regel beiderlei Früchte. Die in ihnen enthaltenen Sporangien werden erst nach Verwesung der Fruchthülle frei. Bei Azolla, wo die Früchte an der Basis kleiner Zweige auftreten, sind sie metamorphosirte Lappen des unteren Blattabschnittes und stehen paarweis an der Unterseite des Stengels. Ein Theil dieses Blattlappens bleibt blattförmig und umhüllt helmartig die beiden Früchte, welche denen von Salvinia gleichen, mit der Ausnahme, dass die mit Makrosporangien versehenen kaum halb so groß sind und eine in der oberen Hälfte harte, verholzte Wand besitzen. Die Früchte beider Gattungen entsprechen einem Sorus bei den Farnen (S. 198), die Hülle einem um denselben becherförmig entstehenden und dann sich schließenden Schleier (S. 198). Die Sporenfrüchte von Pilularia und Marsilia stehen auf einem längeren oder kürzeren einfachen oder auch gabeltheiligen und dann mehrfrüchtigen Stiele, welcher auf der Vorderseite der Blattstiele, bald höher bald tiefer (Fig. 424), bei Pilularia sogar an der Basis derselben entspringt (Fig. 425 *f*). Sie haben eine vollständig geschlossene Wand von bedeutender Härte, indem unter der mit Spaltöffnungen und anfangs dicht mit Haaren versehenen Epidermis mehrere Schichten dickwandiger, verholzter Zellen liegen. Bei Pilularia (Fig. 427) ist das Innere der länglichrunden Frucht ein weiches Parenchym, welches zwei oder vier neben einander liegende Fächer einschließt; in jedem Fache befindet sich auf der äußeren Wand ein Längswulst, auf diesem Receptaculum sitzen die Sporangien, einen Sorus bildend, der im unteren Theile der Frucht Makro-, im oberen Mikrosporangien

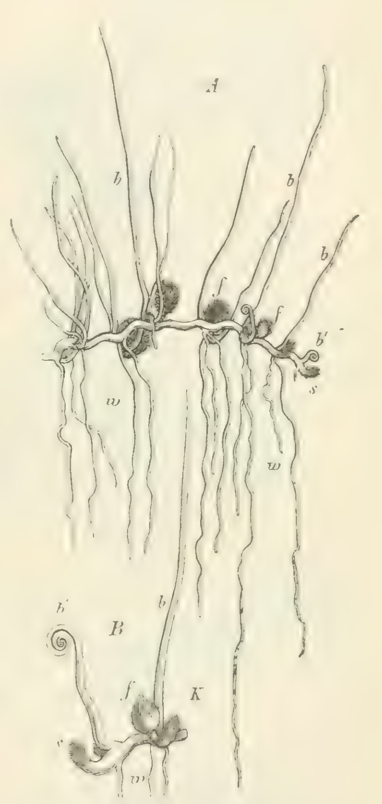


Fig. 425. Pilularia globulifera, *A* in natürlicher Größe, *B* Stammende vergrößert; *s* Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter, *w* Wurzeln, *f* Früchte, *K* Seitenknospe. Nach SACHS.

Fig. 426. Salvinia natans. *A* Querabschnitt des Stammes mit einem Blattquirl von Luftblättern *l* und dem Wasserblatt *w* und den Früchten *f*, in natürlicher Größe. — *B* Längsschnitt durch drei fruchtbare Zipfel eines Wasserblattes, *a* Frucht mit Makrosporangien, *i i* zwei solche mit Mikrosporangien. — *C* Querschnitt einer Frucht mit Mikrosporangien *mi*. — *D* Querschnitt des Luftblattes, *hu* Haare der Unter-, *ho* solche der Oberseite, *ep* Epidermis, *l* Luftlücken, die dunklen zeigen die senkrechten Scheidewände im Hintergrunde. *B*—*D* 10fach vergrößert. — *E* Zellen einer Gewebelamelle im Blatte, *F* eine solche nach Contraction des Inhaltes in Glycerin. Nach SACHS.

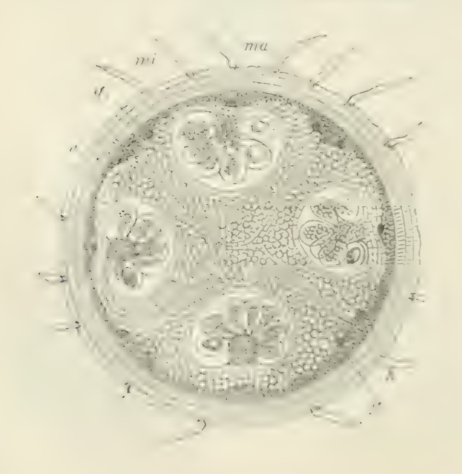


Fig. 427. Querschnitt einer Frucht von Pilularia globulifera, unter der Mitte, wo Makro- und Mikrosporangien, *ma* und *mi*, gemengt sind; *g* Fibrovasalstränge, *h* Haare, *e* Epidermis der Außenfläche. Nach SACHS.

enthält. Diese Früchte springen vom Scheitel aus vierklappig auf, und die in den Sporangien angehäufte Gallerte quillt als ein Tropfen hervor, in welchem die beiderlei Sporen enthalten sind. Die bohnenförmige Frucht von Marsilia ähnelt den zusammengewachsenen Schalen einer Muschel; beide Hälften tragen auf ihrer Innenseite quergestellte, über einander liegende Fächer, die aus parenchymatischem Gewebe gebildet und mit ihren Enden einem Gewebewulst angewachsen sind, welcher inwendig auf der Rücken- und Bauchseite der Frucht ringsum läuft und beim zweiklappigen Aufgehen der Frucht als ein Gallertring hervortritt (Fig. 428 *B*), der infolge starken Aufquellens im Wasser sich so bedeutend ausdehnt, dass er die an ihm angewachsenen Fächer, die innerhalb der Frucht gedrängt standen, schließlich in weiten Entfernungen trägt (Fig. 428 *C*). Jedes Fach hat hier wiederum an der Außenseite ein leistenförmiges Receptaculum, das von der Rücken- nach der Bauchseite der Frucht sich erstreckt und einen Sorus trägt, der zugleich Makro- und Mikrosporangien enthält (Fig. 428, *C* u. *D*). Von Marsilia ist es durch Russow erwiesen, dass die beiden Hälften der Frucht ursprünglich getrennte, aber sehr frühzeitig sich aneinander schließende Theile, gleichsam seitliche Hälften eines Blattabschnittes, die auf ihrer Innenfläche sitzenden Sori also ebenfalls den auf der Blattoberfläche entstehenden Sori der echten Farne analog sind (Fig. 429, S. 212). Ebenso ist es nach Juranyi und Göbel bei Pilularia, wo die Frucht anfangs ein kleiner Gewebekörper ist, der dann keulenförmig und auf der dem sterilen Blatte zugekehrten Seite concav wird, worauf vier Vorsprünge angelegt werden, aus welchen der Haupttheil der Frucht, nämlich die vier Klappen, hervorgehen; die vier Höhlungen sind hiernach Einsenkungen der Oberfläche, die einen allerdings später sich schließenden Ausführungsgang besitzen, und die Sporangien sind mithin auch hier Oberflächengebilde.

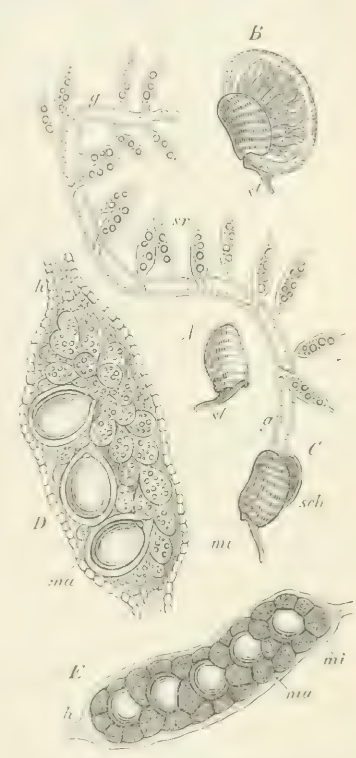


Fig. 428. Marsilia salvatrix. *A* eine Frucht, *st* der obere Teil ihres Stieles; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht, welche den Gallertring hervortreten lässt, der bei *C* zerrissen und ausgestreckt ist, *g*, und die Sorusfächer *sr* trägt, *sch* Fruchtschale. *D* ein Fach mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht, *E* aus einer reifen; *mi* Mikro-, *ma* Makrosporangien. *A—C* in natürlicher Größe; *D E* vergrößert. Nach Sachs.

Die Verwandtschaft mit den echten Farnen giebt sich besonders auch in der Entstehung der Sporangien kund. Diese sind hier wie bei der Mehrzahl jener epidermoidalen Ursprunges. Eine Epidermiszelle des Receptaculums wächst papillenartig aus. Bei den Salviniaceen theilt sich diese Papille wiederholt durch Querwände und aus der oberen Zelle wird auf dieselbe Art wie bei den Polypodiaceen (Fig. 413, S. 200) der Körper des Sporangiums erzeugt. Bei den Marsiliaceen erleidet die Papillenzelle wiederholte schiefe Theilungen nach drei Richtungen, bis endlich in der dreiseitigen Scheitelzelle eine gewölbte Querwand das tetraedrische Archespor abgrenzt. Alle Sporangien haben hier auch eine aus einer einfachen Schicht tafelförmiger Zellen bestehende Wand und eine einzige tetraedrische Centralzelle, welche das Archespor darstellt, und von welcher Tapetenzellen im Umfange abgegrenzt werden. Aus dem Archespor gehen in allen Fällen 16 Sporenmutterzellen, nur in den Makrosporangien von Salvinia deren acht hervor, die in der gewöhnlichen Weise je vier tetraedrisch gelagerte Sporen erzeugen. Bis dahin ist die Entwickelung im Wesentlichen gleich-

artig, wird aber von da an verschieden, je nachdem sich das Sporangium zu einem **Mikrosporangium** oder zu einem **Makrosporangium** ausbildet. In dem ersteren gelangen alle Sporen der 16 Tetraden zur Ausbildung; es entstehen also 4×16 Mikrosporen, während die Tapetenzellen aufgelöst werden und das Material liefern zu einer aus Protoplasma und Schleim bestehenden Substanz, in welcher die Mikrosporen eingebettet sind. In den Makrosporangien gelangt dagegen nur eine der 4×16 jungen Sporenzellen zur vollkommenen Ausbildung; sie vergrößert sich unter Annahme kugeliger Gestalt bedeutend, während die Tapetenzellen sowie sämmtliche rudimentär gebliebenen Sporenzellen schwinden (Fig. 430). Während nun die begünstigte Sporenzelle sich um das Mehrhundertfache vergrößert und endlich das inzwischen größer gewordene Sporangium nahezu ausfüllt bleibt sie von der aus der Zerstorung jener Zellen herrührenden Protoplasmamasse eingeschlossen. Die letztere wird später zur Bildung des eigenthümlichen Episporium oder Perinium auf den Sporenhäuten verwendet. Im reifen Zustande hat nämlich die Makrospore eine sehr dicke, aus Schichten bestehende Haut, welche bei Marsilia und Pilularia besonders stark entwickelt ist. Auf dem Endosporium liegt hier eine homogene Haut, das Exosporium, und auf diesem befindet sich das erwähnte Episporium; und zwar folgt zunächst eine Schicht, welche in radialgestellte prismatische Säulchen differenzirt ist, darüber eine concentrisch geschichtete Gallerthülle; das Episporium wird gegen den Scheitel zu immer dicker, lässt aber die Mitte desselben in Form eines trichterartigen Ganges frei (Fig. 431, S. 213). Bei Azolla bildet die innere Schicht des Episporiums einen die ganze obere Hälfte der Makrospore einnehmenden Schwimmapparat aus poröser Substanz, vermöge dessen die freigewordene Makrospore auf der Oberfläche des Wassers sich erhält. Auch die die Mikrosporen dieser Pflanze vereinigende Masse bildet lufthaltige Poren, welche das Schwimmen derselben bedingen; sie ist überdies an ihrer Oberfläche mit wider-

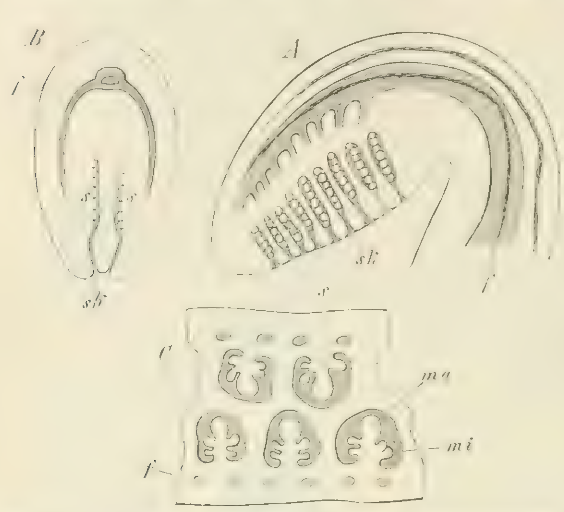


Fig. 429. Sehr junge Frucht von Marsilia elata. *A* medianer Längsschnitt, *B* Querschnitt, *C* Theil eines Längsschnittes senkrecht auf *A*; *f* Fibrovasalstränge, *ss* die Sori, *sk* Ausführungskanäle der Sori, *ma* Makro- und *mi* Mikrosporangien (vergl. Fig. 428). Nach Russow.



Fig. 430. Entwickelung der Makrospore von Pilularia globulifera; *x* die abortirenden Schwesterzellen, *m* die Makrospore, *k* deren Zellkern, *a* Sporenhaut, *b* Gallertschicht. *I—IV* auf einander folgende Stadien. 550fach vergrößert. Nach Sachs.

hakenförmigen haarartigen Fortsätzen versehen, desgleichen ist die äußere Schicht der Makrospore hier mit langen, feinen Fäden bekleidet; vermittelst ihrer Häkchen werden die Mikrosporenmassen in den Fäden der Makrospore gefangen.

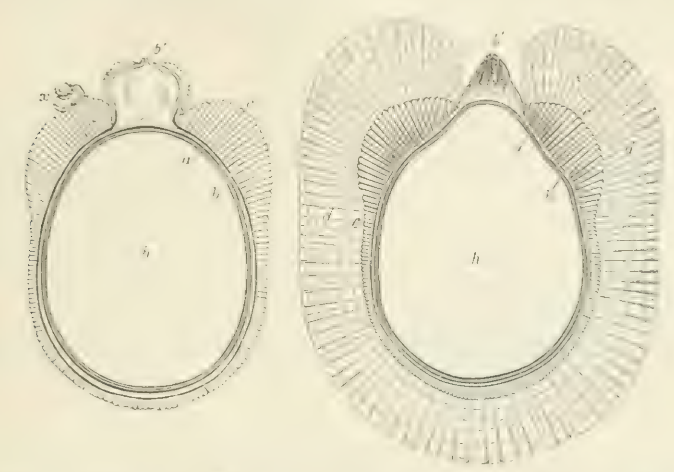


Fig. 431. Weitere Entwickelung der Makrospore von Pilularia globulifera; *h* Hohlraum der Spore, *a* Zellhaut, *b* erste, *c* zweite, *d* dritte Schicht des Episporiums. 80fach vergrößert. Nach Sachs.

1. Familie. Salviniaceae. Das weibliche Prothallium mit mehreren Archegonien (S. 206). Sori männlich oder weiblich, je einer in eine einfächerige, von einem geschlossenen Indusium gebildete Sporenfrucht eingeschlossen (S. 210). Schwimmende Wasserpflanzen, neun Arten, einige fossil im Tertiär. — Salvinia, Azolla.

2. Familie. Marsiliaceae. Das weibliche Prothallium mit einem Archegonium (S. 206). Jeder Sorus enthält Makro- und Mikrosporangien, und zwei bis viele Sori sind in eine mehrfächerige Sporenfrucht eingeschlossen (S. 210, 211). Sumpfpflanzen, 35 Arten, eine fossil im Tertiär. — Marsilia, Pilularia.

Literatur. Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse Deutschlands und der Schweiz. Nürnberg 1828. — Mettenius, Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung etc. der höheren Kryptogamen. Leipzig 1851. — Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1857. pag. 665. — Pringsheim, Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1863. — Hanstein, Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia. Ebenda IV. 1865. — Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln bei den Gefäßkryptogamen. Nägeli's Beitr. z. wiss. Bot. IV. 1867. — Millardet, Le prothallium mâle des Cryptog. vasc. Straßburg 1869. — A. Braun, Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1870 u. 1872. — Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. St. Petersburg 1872. — Strasburger, Ueber Azolla. Jena 1873. — Juranyi, Entwickelung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans. Berlin 1873. — Ueber die Gestaltung der Frucht bei Pilularia. Bot. Centralbl. 1880. pag. 201. — Arcangeli, Sulla Pilularia e la Salvinia. Nuovo Giornale Bot. Ital. VIII. 1876. — Leitgeb, Zur Embryologie der Farne. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1878. — Prantl, Entwickelungsgeschichte des Prothallium von Salvinia natans. Botan. Zeitg. 1879. pag. 425. — Sadebeck, Die Gefäßkryptogamen, in Encyclopädie der Naturwissensch. 1. Abth. Breslau 1879 u. 1880. — Goebel, Beitrag zur vergleich. Entwickelungsgesch. der Sporangien. Botan. Zeitg. 1882. pag. 771. — Heinricher, Sporenbildung der Salvinia. Sitzungsber. der Wiener Akad. LXXXV. 1. Abth. 1882. pag. 494. — Campbell, Keimung von Marsilia. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1888. pag. 340.

§ 143. 2. Klasse. **Schachtelhalmartige. Equisetales (Equisetineï).** Die Blätter sind im Verhältniss zum Stamm klein und einfach gestaltet, quirlig gestellt. Stamm monopodial und zwar quirlig verzweigt. Die Sporangien entstehen aus Zellkomplexen an der Unterseite besonderer ebenfalls quirlig stehender Blätter.

§ 144. 1. Unterklasse. **Isospore Equisetales** oder **echte Schachtelhalme, Equisetaceae.** Die Sporen sind alle gleichartig und erzeugen bei der Keimung selbständig vegetirende Prothallien, auf denen Antheridien und Archegonien meist getrennt (diöcisch) vorkommen. Die Blätter der einzelnen Quirle sind verwachsen und auf eine gezähnte, chlorophylllose Scheide reducirt; dafür sind die Stämme stark entwickelt, meist reich verzweigt und die alleinigen Träger des Assimilationsgewebes; ihre Fibrovasalstränge stehen in einem Kreise und sind collateral und geschlossen. Die fertilen Blätter stehen in mehreren aufeinanderfolgenden Quirlen und bilden am Ende der Stämme einen ährenförmigen Stand.

1. Die proembryonale Generation, das Prothallium. Die Keimung der Sporen und die Bildung des Prothalliums ist hier fast ganz so wie bei den Filices. Das Prothallium wächst ebenfalls an der Oberfläche des Bodens, stellt ein grünes, schmal bandförmiges, meist unregelmäßig lappig verzweigtes, an seiner Unterseite Wurzelhaare treibendes Gebilde dar. Die Geschlechtsorgane und Befruchtungsvorgänge wurden hier, nachdem dieselben bei den Farnen entdeckt waren, von MILDE, THURET und HOFMEISTER zuerst beobachtet. Die Prothallien sind vorwiegend, wenn auch nicht streng diöcisch; die männlichen sind um das Mehrfache kleiner als die weiblichen. Die Antheridien befinden sich an den Enden und Rändern der Prothalliumlappen, die Archegonien entstehen am Vorderrande der mehrschichtigen dickfleischigen Lappen des weiblichen Prothalliums und kommen, indem der Thallus unter ihnen weiter in die Länge wächst, auf dessen Oberseite zu stehen, mit dem Archegoniumhals nach oben. Im Uebrigen stimmen die Geschlechtsorgane, desgleichen die Spermatozoiden in allen wesentlichen Punkten ihrer Entwickelung und ihres Baues mit denen der echten Farne überein.

2. Die zweite oder embryonale Generation, die Schachtelhalmpflanze. Auch in der Entwickelung der Eizelle zum Embryo kehrt hier die Theilung der Eizelle in Octantenzellen wieder. Von den vier oberen Octanten entwickelt sich einer zum Scheitel des Stengels, indem er die anderen bedeutend an Größe überflügelt. Zwei andere der oberen Octanten bilden den einen, der letzte Octant einen zweiten Cotyledon. Diese Cotyledonen treten aber nicht als gesonderte Blätter hervor, indem sie mit dem ersten vom Stammscheitel gebildeten Blatte zu einem Ringwall verwachsen, der also aus drei Blattanlagen besteht und wie alle späteren Blätterscheiden den Stengel scheidenartig umgiebt (Fig. 432). Von den vier unteren Octanten geben zwei dem Fuß (S. 193) den Ursprung; von den beiden anderen wird der eine, und zwar der dem Stengelscheitel polar entgegengesetzte, zur ersten Wurzel. Da das Archegonium auf der Oberseite des Prothalliums steht, so wächst der junge Keimstengel gerade nach oben aus der Mündung desselben hervor. Die allmähliche Erstarkung desselben zur Schachtelhalmpflanze geschieht dadurch, dass aus dem dünnen mit dreizähnigen Scheidenblättern versehenen Keimstengelchen sehr bald Zweige stärkeren Durchmessers, aus diesen wiederum stärkere mit immer zahlreicheren Scheidenzähnen hervorgehen, bis die normalen Verhältnisse erreicht sind. Schon von den ersten Zweigen wachsen einige abwärts in den Boden und geben dadurch zur Bildung des unterirdischen Stockes Veranlassung.

Der Equisetaceenstamm ist ein genau radial gebautes, orthotropes Caulom, bestehend aus einer Reihe hohler, an ihrer Basis durch eine dünne Querwand

geschlossener Internodien (Fig. 433). Jedes Internodium trägt eine das folgende Internodium umfassende kurze Blattscheide. Dieses einzige hier vorhandene Blattgebilde dient nur als Schutzorgan der Knospe und der jungen Internodien. An ihrem oberen Rande spaltet sich die Blattscheide in eine Anzahl Zähne. Von den letzteren laufen Längsleisten auf der Außenseite der Scheide herab, die sich auf das darunter stehende Internodium geradlinig fortsetzen. In den aufeinander folgenden Internodien alterniren die Scheidenzähne und die Leisten. In Beziehung hierzu steht auch der innere Bau (Fig. 433). Aus jedem Scheidenzahne läuft ein Gefäßbündel in das Internodium herab, es liegt auf demselben Radius wie die außen vorspringenden Leisten; sämmtliche Gefäßbündel bilden einen mit der Oberfläche concentrischen Kreis. Am untern Ende spaltet sich jeder Fibrovasalstrang in zwei kurze divergirende Schenkel, durch welche er sich mit den zwei benachbarten alternirenden Strängen des nächst unteren Internodiums, da wo sie aus ihren Scheidenzähnen in dieses hinabsteigen, verbindet. Den zwischen den Leisten liegenden Furchen entsprechen in der Stammrinde weite Lufträume, welche ebenfalls in einem Kreise stehen (Fig. 433).

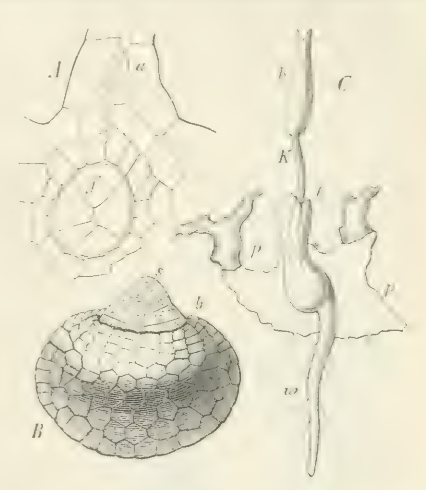


Fig. 432. Entwickelung des Embryo von Equisetum arvense. *A* senkrecht durchschnittenes Archegonium *a* mit dem Embryo *f*. — *B* weiter entwickelter frei präparirter Embryo, dessen Scheitel bei *s* und dessen erste Blattanlage bei *b*. — *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens *p p* mit einem jungen Schachtelhalm *K*, dessen erste Wurzel bei *w*, dessen erste Blattscheiden *b* und *b'*. *A* und *B* 200-, *C* 10fach vergrößert. Nach Hofmeister.

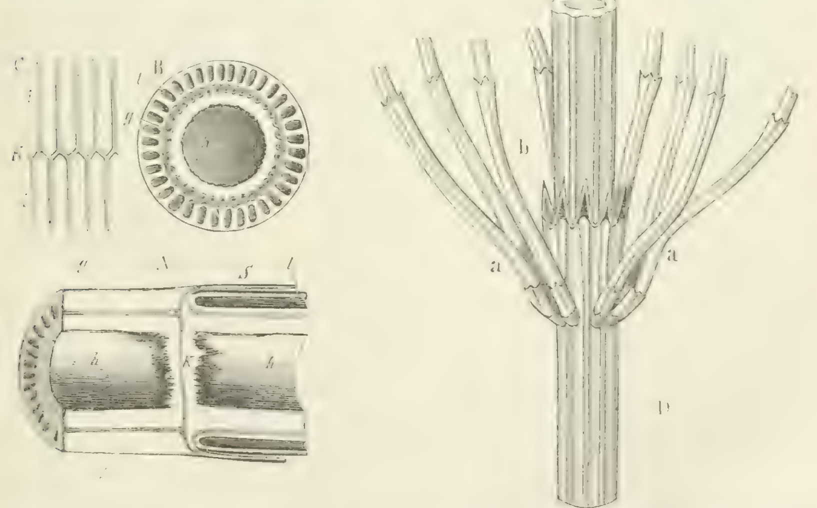


Fig. 433. Stammbildung von Equisetum. *D* ein Stengelstück von E. palustre mit einer Blätterscheide *b*, an deren Grunde auswendig die quirlständigen Zweige *a a* entspringen, welche mit den Zähnen der Blattscheide und den Längsleisten des vorangehenden Internodiums alterniren. *A* Längsschnitt eines Stengels von E. Telmateja, *K* Querwand zwischen den Höhlungen *h h* der Internodien, *g* Fibrovasalstränge, *l* Rindenluftkanäle, *S* Blattscheide. — *B* Querschnitt desselben Stengels, *g*, *l*, *h* wie bei *A*. — *C* Fibrovasalstrangverbindungen *K* eines oberen und eines unteren Internodiums *i i*, bei *K* der Knoten. Alles wenig vergrößert. *A*—*C* nach Sachs.

Der Stamm wächst hier mit einer großen dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle. Die von derselben ausgehenden Zelltheilungsprocesse, die zum Aufbau des Stammes führen, sind in der Anatomie (I., S. 119, Fig. 72), eingehend beschrieben worden. Auch die Entstehung der Scheidenblätter ist mit Hülfe der citirten Figur verständlich. Die Segmente der Scheitelzelle sind, wie dort ausgeführt, ihrer Anlage nach in einer Schraubenlinie nach $^1/_3$ geordnet, und da jedes Segment ein Blatt oder doch einen Theil einer Scheide erzeugt, so müssten auch die Blätter in einer den Stamm umlaufenden Schraubenlinie stehen. Es findet aber schon frühzeitig eine kleine Verschiebung derart statt, dass immer drei Segmente, die einen Umlauf bilden, sich zu einer Querscheibe des Stammes anordnen. Jeder solcher Segmentquirl bildet nun eine Blattscheide und das darunter liegende Internodium des Stammes, indem die a. a. O. beschriebenen Zelltheilungen in den Segmenten stattfinden. Sobald ihr Umfang eine Querzone bildet, entsteht durch Wachsthum der Außenzellen ein Ringwall, die erste Anlage der Blattbildung. Durch abwechselnd der Stammaxe zu- und abgeneigte Wände, die sich in den Außenzellen bilden, erhebt sich der Ringwall zu einer Scheide, die dann durch weitere Zelltheilungen erstarkt. Auf der Scheitellinie dieses Ringwalles treten dann ziemlich frühzeitig an mehreren regelmäßig vertheilten Punkten die Anlagen der Scheidenzähne als rascher wachsende Protuberanzen hervor. Die unteren Zellschichten des Segmentquirles wachsen nicht nach außen, sondern theilen sich nur durch senkrechte, später lebhaft durch quere Wände und liefern so das Gewebe des Internodiums, welches in das Blattgewebe continuirlich übergeht.

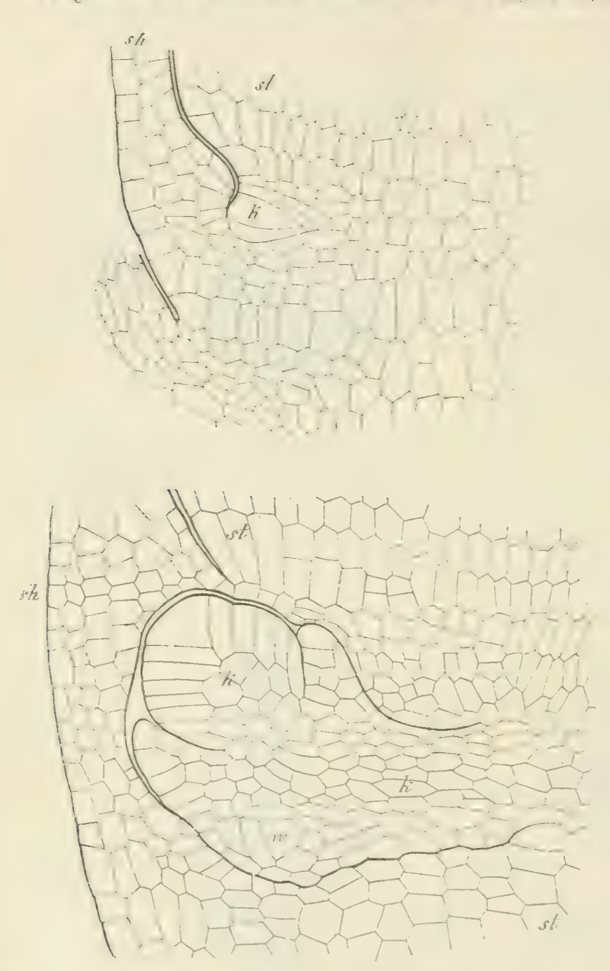


Fig. 434. Stücke von Längsschnitten durch den Stengelgipfel von Equisetum arvense; sh Blattscheide, st Stamm, k Knospenanlage, deren Scheitelzelle in der oberen Figur erst wenige Segmente gebildet hat, während in der unteren Figur die Seitenknospe weiter herangewachsen, aber von der Blattscheide und dem Stammgewebe st überwölbt und daher scheinbar endogen geworden ist. Bei w Wurzelanlage der Seitenknospe. Nach Janczewski.

Eigenthümlich ist die Stellung der Zweige des Equisetenstammes. Dieselben

bilden ebenfalls regelmäßige Quirle am oberen Ende eines jeden Internodiums, sie brechen aber an der Basis der Blattscheide aus dem Stamminneren hervor, was früher zu der Ansicht Veranlassung gab, dass sie endogen (S. 47) entstehen. Nun hat aber Janczewski gezeigt, dass sie doch wie gewöhnlich aus einer äußeren Zelle des Stammscheitels und zwar tief im Grunde der jungen Blattscheide entstehen, wo die betreffende Zelle sehr bald die Form einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle erkennen lässt. Sehr frühzeitig wird aber diese Knospenanlage von dem wachsenden Gewebe der Blattscheide ganz eingeschlossen (Fig. 434, S. 216) und bietet dann den Anschein endogenen Ursprungs, umsomehr als sie endlich nicht nach oben, sondern quer durch die Basis der Scheide hindurch nach außen wächst (Fig. 433 *D*). Ein anderer sonderbarer Umstand ist, dass die Zweige immer genau alternirend mit den Scheidenzähnen stehen, anstatt in den Medianen derselben, wie es zu erwarten wäre, wenn man die Scheidenzähne als einzelne Blätter, die in einem Quirl stehen, auffasst, und die Zweige als Axillarknospen derselben. Die Stellung der Zweige ist also auch hier eine regelmäßige, jedoch eigenthümliche, die sich mit der axillären Stellung der Zweige bei den Phanerogamen überhaupt nicht vergleichen lässt.

Die in der Erde wachsenden Sprosse der Equisetenstämme stellen einen perennirenden unterirdischen Stock dar; sie wachsen zum Theil positiv geotropisch abwärts und vertiefen sich daher im Boden. Ihre Internodien sind gewöhnlich mit zahlreichen braunen Wurzelhaaren besetzt. Außerdem tragen sie auch echte Wurzeln, welche ebenfalls in Quirlen am Grunde der Blattscheiden stehen und die gleiche Stellung wie die Zweige haben, weil sie an der Basis der Seitenknospen entspringen. Die Wurzeln stimmen in Entwickelung, Wachsthum und Verzweigung im Wesentlichen mit denen der echten Farne überein. Bei manchen Arten schwellen gewisse Internodien des unterirdischen Stockes knollenförmig an unter Erfüllung ihres vergrößerten Grundgewebes mit Reservenährstoffen. Die von dem unterirdischen Stocke über die Erde herauf wachsenden Sprosse werden zu den oberirdischen grünen Stengeln, die nur eine einjährige Dauer haben. Ihre Verzweigung setzt sich meist durch mehrere Grade fort; dabei sind die Zweige nach demselben Typus gebaut wie der Stengel, nur dünner und die Zahl ihrer Scheidenzähne nimmt entsprechend ab.

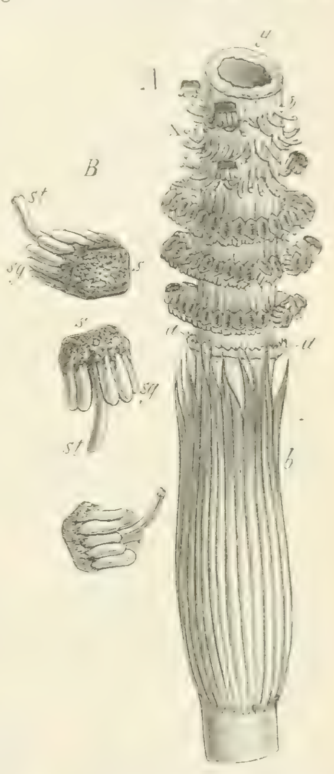


Fig. 435. Equisetum Telmateja. *A* oberer Theil des fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Aehre in natürlicher Größe; *l* Blattscheide, *r* der sogenannte Ring (Hochblatt), *x* Stiele abgeschnittener Sporangienblätter, *y* Querschnitt der Aehrenspindel. — *B* schildförmige Sporangialblätter in verschiedenen Lagen, *st* Stiel, *s* Schild, *sg* Sporangien. Wenig vergrößert. Nach Sachs.

Bezüglich der Gewebebildung sei dem schon Erwähnten noch hinzugefügt, dass die Fibrovasalstränge von denen der Farne sich unterscheiden und mehr denjenigen der Phanerogamen gleichen erstens durch ihre kreisförmige Anordnung im Stamme und ihren directen Uebergang als Blattspuren in die Blattscheidenzähne (Fig. 433) und zweitens durch ihren collateralen Bau, indem sie einen dem Marke zugekehrten schwach entwickelten und wie bei vielen Monokotylen von einem Luftgange begleiteten Gefäßtheil und einen der Rinde zugekehrten Siebtheil besitzen. Die Festigkeit des Baues wird vornehmlich durch hypodermale Faserstränge und durch die kräftige, in ihren Außenwänden stark verkieselte (I., S. 90) Epidermis bewirkt. Die Spaltöffnungen,

die immer in den Furchen der Oberfläche der Internodien liegen, werden von zwei Paar übereinander liegender Schließzellen gebildet und oft von den benachbarten Epidermiszellen theilweise überragt.

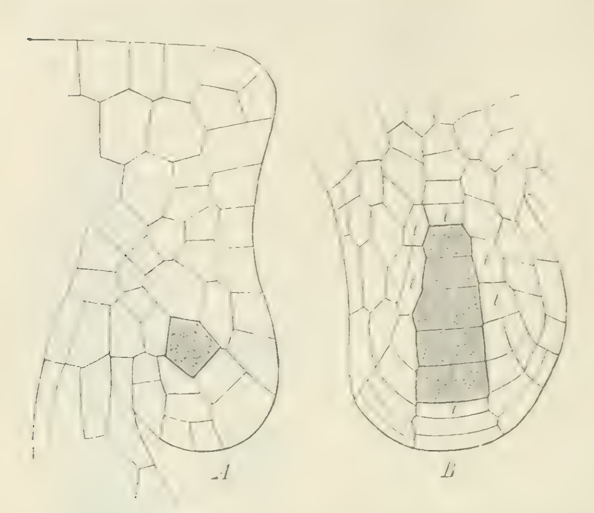


Fig. 436. *A* Längsschnitt durch einen Theil des jungen Sporophylls von Equisetum palustre mit einem Sporangium, dessen Archespor dunkel gehalten ist. *B* ein älteres Sporangium im Längsschnitt, *t* Tapetenzellen, der dunkel gehaltene, aus dem Archespor hervorgegangene sporogene Zellkomplex besteht erst aus wenig Zellen. Nach GOEBEL.

3. Die Sporangien befinden sich an besonderen Sporophyllen, welche in zahlreichen Quirlen am Gipfel des Stammes auftreten und zusammen einen ovalen ährenförmigen Stand bilden. Sie kommen entweder auf den gewöhnlichen grünen oder auf besonderen nicht grünen Sprossen vor, die sich vor den vegetativen entwickeln. Die Sporophylle nehmen die Form gestielter sechsseitiger Schilder an, die auf ihrer der Axe zugekehrten Unterseite je fünf bis zehn Sporangien tragen (Fig. 435, S. 217). Das Sporangium entsteht nicht aus der Epidermis allein, sondern als ein vielzelliges Wärzchen, in welchem man schon frühzeitig eine hypodermale Zelle als Archespor unterscheidet, aus welchem später die Sporenmutterzellen hervorgehen (Fig. 436). Von drei äußeren Zellschichten, welche das Archespor bedecken, sind zwei wiederum sogenannte Tapetenzellen, welche später verschwinden, die allein übrig bleibende äußere Wandung des Sporangiums bildet den Sporensack. Der letztere öffnet sich im Reifezustande durch einen Längsriss auf der dem Stiele des Schildes zugekehrten Seite; er besteht aus sehr dünnwandigen Zellen, in denen schrauben- oder ringförmige Verdickungsleisten vorhanden sind. Die Mutterzellen der Sporen, in Gruppen von je vier oder acht zusammenhängend, schwimmen frei in einer den ungeöffneten unreifen Sporensack erfüllenden Flüssigkeit. Aus den Sporenmutterzellen entstehen die Sporen in gewöhnlicher Weise. Eigenthümlich ist hier die wiederholte Hautbildung der Sporen. Dieselben besitzen im fertigen Zustande drei Häute (Fig. 437). Jede Spore bildet zunächst die äußere nicht cuticularisirte Haut, die später in zwei Schraubenbänder

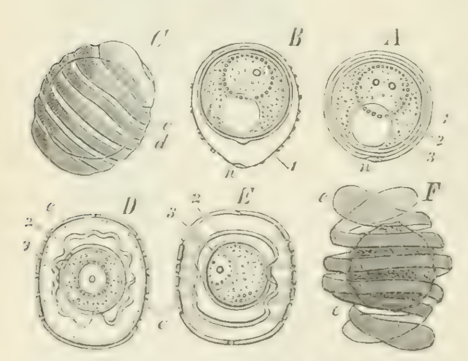


Fig. 437. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum. *A* unreife Spore mit drei Häuten, frisch in Wasser. *B* dieselbe nach 2—3 Minuten in Wasser, wo die äußere Haut sich abgehoben hat. Neben dem Zellkern eine große Vacuole. *C* beginnende Bildung der Elateren an der äußeren Haut *e* (= *1* in *A* und *B*). *D*, *E* ein ähnliches Entwickelungsstadium nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, im optischen Durchschnitt; *e* die Elateren bildende Haut, *2* und *3* die von einander abgehobenen inneren Häute. *F* die äußere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkjod schön dunkelblau gefärbt. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

aufreißend die sogenannten Elateren darstellt; bald darauf entstehen nach einander eine zweite und dritte Haut, die sich wie die gewöhnlichen Sporenhäute, d. h. wie Exosporium und Endosporium verhalten. Jene äußerste Haut hebt sich bei weiterer Entwickelung wie ein weites Hemd von der Spore ab und zeigt jetzt, dass sie aus schraubigen Verdickungsbändern besteht, die nur durch sehr schmale und dünne Hautstellen getrennt sind. Die letzteren schwinden endlich ganz und die dickeren Partien treten beim Austrocknen als zwei Schraubenbänder auseinander, die im aufgerollten Zustande ein vierarmiges Kreuz bilden und an der Verbindungsstelle zugleich der zweiten Haut angeheftet sind. Da sie außerordentlich hygroskopisch sind, so legen sie sich in feuchter Luft in ihrer ursprünglichen Lage um die Spore, beim Austrocknen rollen sie sich wieder auf, und durch den Wechsel dieser Krümmungen kommen die Sporen in Bewegung. Die Elateren haben für die Sporenaussaat die Bedeutung, dass dadurch eine Anzahl Sporen sich aneinander hakt und gemeinsam zur Aussaat gelangt, was bei der Eingeschlechtigkeit der Prothallien von Vortheil für die Befruchtung ist.

Die Equisetaceen bestehen nur aus der Gattung Equisetum, die in etwa 40 Arten von den Tropen bis in die kalten Zonen verbreitet und auch fossil im Keuper bekannt ist.

Literatur. Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse. Nürnberg 1828. — Thuret, Ann. des sc. nat. 1851. XVI. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851. — Keimung der Equiseten. Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1855. IV. pag. 168. — Sporenentwickelung der Equiseten. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. III. pag. 283. — Schacht, Die Spermatozoiden im Pflanzenreich. Braunschweig 1864. — Duval-Jouve, Histoire naturelle de Equisetum. Paris 1864. — Milde, Zur Entwickelungsgeschichte der Equiseten. Nova act. Acad. Leop. Carol. XXIII. pag. 630. — Linnaea 1850. pag. 558. — Monographia equisetorum. Nova acta Acad. Leop. Carol. XXXV. 1867. — Rees, Entwickelungsgeschichte der Stammspitze von Equisetum. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. VI. pag. 209. — Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. Beitr. z. wiss. Bot. IV. München 1867. — Russow, Vergleichende Untersuch. über d. Leitbündelkryptogamen. Petersburg 1872. pag. 41. — Janczewski, Ueber die Archegonien. Botan. Zeitg. 1872. pag. 420. — Recherches sur le développement des bourgeons dans les Prêles. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1876. XX. — Famintzin, Knospenbildung bei Equiseten. Bulletin de l'acad. des sc. de St. Pétersbourg 1876. XXII. — van Tieghem, Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XIII. — Sadebeck, Entwickelung des Keimes der Schachtelhalme. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XI., und Schenk's Handb. d. Bot. I. — Goebel, Beiträge zur vergl. Entwickelungsgesch. d. Sporangien. Botan. Zeitg. 1880 und 1881. — Buchtien, Entwickelungsgeschichte des Prothallium von Equisetum. Bibliotheca botanica. Heft 8. Kassel 1887.

§ 145. 2. Unterklasse. Heterospore Equisetales oder Calamariae.

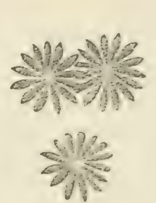
Die hierher gehörigen Pflanzenformen sind gänzlich ausgestorben und nur noch fossil bekannt. Es waren Pflanzen von der Tracht der Equiseten, denn die Calamitenstämme lassen zwar keine Blattscheiden erkennen, aber sie bestehen aus hohlen, durch Scheidewände abgetheilten Internodien, die auf ihrer Oberfläche Längsriefen besitzen, die bald wie diejenigen der Equiseten von Internodium zu Internodium alterniren, bald auch continuirlich durchlaufen; die Stämme waren aber mit Dickenwachsthum der Fibrovasalstränge begabt (Fig. 138, S. 220). Zu diesen Stämmen gehören blättertragende Zweige, die unter dem Namen Asterophylliten und Annularien beschrieben worden sind (Fig. 139). Die Blätter sind quirlständig, linienförmig und seitlich nicht mit einander zu einer Scheide

verbunden. In den Sporangienständen wechseln Quirle von sterilen Blättern mit Quirlen fertiler Blätter ab (Fig. 440). Die Sporangien stehen auf der Unterseite der Blätter. An einzelnen Objecten sind unterwärts





Fig. 438. Arthropitys bistriata, eine Calamite, Längs- und Querschnitt des Stammes. Verkleinert. Nach Schenk.



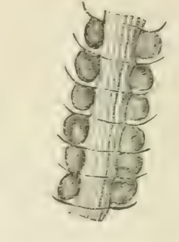


Fig. 439. Annularia sphenophylloides mit Sporangienstand (Stachannularia).

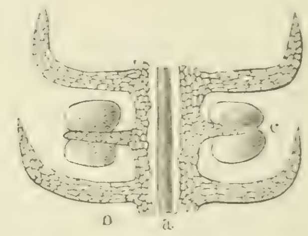


Fig. 440. Calamostachys Binneyana im Längsschnitt, *a* Gefäßaxe, *b* Rinde mit Deckblättern, *c* Träger mit Sporangien.

Blätter mit Makrosporangien mit einer Makrospore, oberwärts solche mit vielsporigen Mikrosporangien aufgefunden worden. Diese Pflanzen sind nur in der Steinkohlenformation bekannt.

Literatur. Renault, Cours de botanique fossile. II. 1882. — Schenk, Fruchtstände fossiler Equiseten. Botan. Zeitg. 1876. — Die fossilen Pflanzenreste in Handbuch der Botanik. III. Breslau 1887.

§ 146. 3. Klasse. **Keilblätterpflanzen. Sphenophyllales.** Die als Sphenophyllen bezeichneten fossilen Pflanzenreste bilden einen gänzlich ausgestorbenen Pflanzentypus, der sich keiner der lebenden Abtheilungen näher anschließt. An die Equiseten und Calamarien erinnern zwar die quirlständigen Blätter, welche keilförmige Gestalt haben und von gegabelten gleichstarken Nerven durchzogen sind (Fig. 441), und

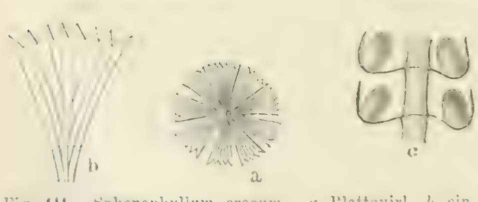


Fig. 441. Sphenophyllum erosum. *a* Blattquirl, *b* ein Blatt etwas vergrößert, *c* Sporangienstand.

die monopodiale Verzweigung des Stammes. Der Bau des letzteren ähnelt aber mehr dem der Lycopodiales, indem ein geschlossener axiler dreikantiger Fibrovasalstrang vorhanden ist, von dessen Kanten die Gefäßbündel

für die Blätter abgehen. Die Sporophylle bilden in großer Zahl einen langen ährenförmigen Stand, und die Sporangien sitzen einzeln auf der Blattspreite oder in der Blattaxel (Fig. 441 c), also wie bei Lycopodium; wahrscheinlich giebt es Makro- und Mikrosporangien. Die Sphenophyllen finden sich vom Culm bis in die obere Steinkohle.

Literatur: siehe Calamarien S. 220.

§ 147. 4. Klasse. **Bärlappartige. Lycopodiales.** Die Blätter sind im Verhältniss zum Stamm klein und einfach gestaltet, meist spiralig angeordnet. Stamm vorwiegend dichotom verzweigt, desgleichen die Wurzeln. Die Sporangien stehen einzeln am Grunde der Blattoberseite oder in der Blattaxel.

§ 148. 1. Unterklasse. **Isospore Lycopodiales.** Die Sporen sind alle gleichartig und erzeugen bei der Keimung aus der Spore heraustretende und selbständig vegetirende Prothallien. Blätter ohne Ligula.

1. Familie. Lycopodiaceae. Das Prothallium ist knollenförmig, mit Antheridien und Archegonien. Die Blätter sind klein, ungetheilt, zugespitzt oder schuppenförmig. Sporophylle in cylindrischen Ständen, endständig, jedes mit einem fast in der Blattaxel sitzenden, zweiklappig aufspringenden Sporangium.

1. Die proembryonale Generation, das Prothallium. Die ersten Keimungsstadien von Lycopodiaceensporen sind zuerst von de Bary bei Lycopodium inundatum beobachtet worden, freilich nicht weiter als bis zur Entwickelung eines Keimschlauches, in welchem durch wenige Zelltheilungen die Bildung eines mehrzelligen Körperchens vorbereitet wurde. Und zum ersten Mal im Freien wurden von Fankhauser und später auch von Bruchmann entwickelte Prothallien von L. annotinum zum Theil noch in Verbindung mit der jungen Bärlapppflanze (Fig. 442) gefunden. Es waren dies in der Erde sitzende, gelblich weiße, wulstig lappige Knöllchen mit kleinen spärlichen Wurzelhaaren; auf ihrer Oberseite fanden sich ins Gewebe eingesenkte zahlreiche ovale Antheridien mit vielen Spermatozoidenmutterzellen; Archegonien zeigten sie nicht mehr, wohl aber junge Pflanzen; sie sind also monöcisch. Treub hat aber die Entwickelung des Prothalliums von Lycopodium cernuum und L. Phlegmaria aus der keimenden Spore beobachtet; die letztere theilt sich in eine hintere und eine vordere Zelle; nur die letztere entwickelt sich weiter zu einem eiförmigen primären Knollen, der an der Spitze in einen cylindrischen, am Ende Seitenlappen bildenden Körper auswächst, an welchem sich auch die Antheridien und Archegonien bilden. Den Embryo fand Treub nur wenig differenzirt: er bildete eine parenchymatische Masse, welche zunächst keine Gefäße besitzt, mit einem fußartigen Auswuchs, den Treub als Suspensor bezeichnet, mit dem Prothallium in Verbindung steht und unterhalb der Stelle, wo die ersten



Fig. 442. Lycopodium annotinum. *p* Prothallium, *l* junge Pflanze, *w* Wurzel derselben. In natürlicher Größe. Nach Fankhauser.

Blätter entstehen, zu einer Art Knöllchen wird, das Wurzelhaare trägt und das nach Treub dem Fuß des Embryo anderer Archegoniaten homolog ist, während die primäre Wurzel fehlt. Bald darauf fand Göbel auch die ähnlich sich verhaltenden Prothallien von Lycopodium inundatum im Freien.

2. Die zweite oder embryonale Generation. Die Lycopodiumarten sind immergrüne, perennirende Pflanzen, deren Hauptstämme nebst den kräftigsten Zweigen meist auf der Erde hinkriechen, indem sie hier und da Wurzeln in die Erde treiben, nur gewisse kürzere Laubsprosse und zumal die die Sporangienähren tragenden Aeste wachsen aufrecht (Fig. 443). Die Stämme und alle Verzweigungen derselben sind dicht mit meist spiralig, bisweilen quirlig angeordneten kleinen, schmalen und langen, spitzen, grünen Blättern besetzt, die von einem einfachen Mittelnerv durchzogen sind.

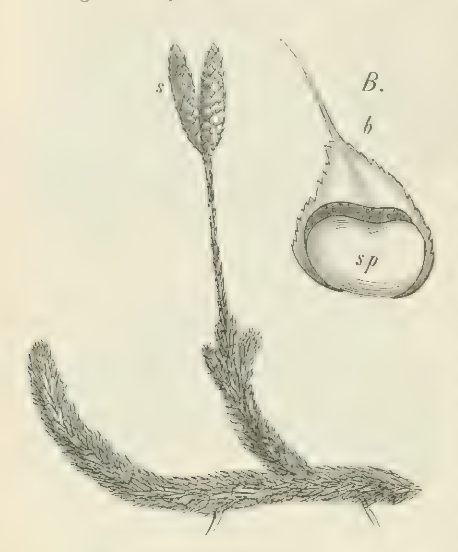


Fig. 443. Stück von Lycopodium clavatum, etwas verkleinert; *s* die Sporangienähren. *B* ein abgelöstes Blatt *b* der Aehre mit einem aufgesprungenen Sporangium *sp* in der Axel, etwas vergrößert. Nach Prantl.

Scheitelzellen finden sich hier an den Stämmen sowie an an den Blättern und Wurzeln nicht mehr, sondern diese Organe zeigen bereits wie die Phanerogamen ihren Vegetationspunkt aus einem kleinzelligen Urmeristem zusammengesetzt (I., S. 121). Der Vegetationspunkt des Stammes lässt aber auch keine deutliche Sonderung von Dermatogen und Periblem erkennen. Die Blätter und neuen Sprossanlagen werden wie bei den Phanerogamen nicht aus einzelnen Zellen, sondern aus Zellengruppen gebildet, zu denen sowohl äußere wie tiefer liegende Zellschichten des Stammvegetationspunktes gehören.

Die Verzweigung des Stammes ist wohl oft eine monopodiale, aber sie nähert sich mehr der dichotomen, denn der Vegetationspunkt des Zweiges tritt nahe neben demjenigen des Stammes auf, früher als die Blattanlagen, und zeigt auch keine Beziehung zu den letzteren, indem er viel größer als diese ist. In manchen Fällen ist die Verzweigung von echter Dichotomie nicht zu unterscheiden, indem auf der Scheitelfläche des Stammes zwei neue Vegetationspunkte von gleicher Stärke nebeneinander erscheinen, die sich später einander ebenbürtig fortbilden. Eine zweizeilige Verzweigung kommt bei den Arten mit decussirt vierzeiliger Blattstellung zu Stande, indem die Verzweigungsebene mit der Ebene, in der die größeren Seitenblätter stehen, zusammenfällt.

Die Wurzeln haben nur spärliche Verzweigung; ob dieselbe dichotom oder monopodial ist, bleibt dahingestellt. Sie entstehen nach van Tieghem und Douliot nicht aus der Endodermis, sondern aus dem unter dieser liegenden Pericykel des Stammes, worin die Lycopodiaceen von den übrigen Pteridophyten abweichen und sich den Phanerogamen gleich verhalten (S. 51).

Brutknospen, die später abfallen und selbständig vegetiren, finden sich bei L. Selago; es sind kleine blattreiche Knospen mit einer vorgebildeten Wurzelanlage, welche an der Stelle eines Blattes am Stamme stehen.

Eigenthümlich verhält sich die australische Gattung Phylloglossum, welche einen einfachen aufrechten Stengel besitzt, der nur am Grunde einen Quirl langgestreckter Blätter hat und am oberen Ende die sporangientragende Aehre bildet; unter dem Blattquirle befindet sich ein Knollen mit eingesenkter Knospe, aus welcher im nächsten Jahre ein neuer Stengel sich entwickelt.

In der Gewebebildung sind die Lycopodiaceen besonders durch ihren mächtig entwickelten axilen Gefäßbündelkörper des Stammes ausgezeichnet, der einen für diese Familie charakteristischen radialen Bau (I., S. 188) besitzt. In seinem runden Querschnitt liegen getrennte, stellenweise zusammenhängende Bänder von Xylem, die Figuren bilden, welche durch einen axilen Längsschnitt symmetrisch halbirt werden (Fig. 444). Der axile Strang kann daher als aus mehreren unter sich verschmolzenen Gefäßbündeln gebildet, als ein polyarcher betrachtet werden. An den äußeren Kanten der Xylembänder liegen nämlich sehr enge Spiralfaserzellen, welche die ältesten des Stranges sind; nach innen zu folgen rundlich oder spaltenförmig getüpfelte Tracheiden, welche von außen nach innen an Weite zunehmen. Die Xylembänder liegen in einem dem Siebtheil entsprechenden engzelligen Gewebe, welches nach außen in weitere Zellen übergeht. Von den Xylemkanten des Axencylinders aus läuft je ein dünnes, einfach gebautes Gefäßbündel in die Blätter. Der Axencylinder ist von einer ein- bis dreischichtigen Gefäßbündelscheide umgeben. Das Grundgewebe bildet um den axilen Strang herum eine sehr dicke Sklerenchymhülle (Fig. 444). Die Blätter besitzen grünes Assimilationsgewebe und in der Epidermis Spaltöffnungen von gewöhnlicher Art. Bei manchen kommen schizogene Gummigänge vor.

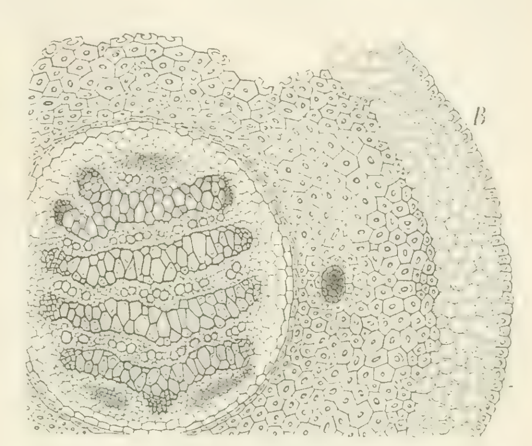


Fig. 444. Querschnitt des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus. Nach SACHS.

3. Die Sporangien stehen bei Lycopodium Selago an der Basis gewöhnlicher Laubblätter, bei den anderen Arten bilden die Sporophylle gipfelständige cylindrische Aehren. Die Sporangien sitzen immer einzeln auf der Basis der Blätter; sie sind kurz und breit gestielt, ziemlich groß und ungefähr nierenförmig, quer zur Mediane des Sporophylls verbreitert; sie springen durch einen in dieser Richtung über den Scheitel hinlaufenden Riss in zwei Klappen auf (Fig. 443). Das Sporangium entsteht aus einer Gruppe von Oberflächenzellen der Blattbasis und lässt im Längsschnitte eine hypodermale Archesporzelle erkennen. Die anfangs einschichtige Sporangienwand theilt sich später und dies wiederholt sich in der inneren der so gebildeten Zellschichten. Die innerste der drei so entstandenen Zellschichten wird zu Tapetenzellen. Die Sporenmutterzellen zerfallen in vier Fächer, deren Protoplasmakörper sich mit der Sporenhaut umkleidet. In jedem Sporangium befinden sich die gleichartigen, ziemlich kleinen, kugeltetraedrischen, mit stacheligem oder warzigem Exosporium versehenen Sporen in großer Anzahl.

Etwa 100 von der gemäßigten bis in die tropische Zone verbreitete Arten.

Literatur. BISCHOFF, Die kryptogamischen Gewächse. Nürnberg 1828. — SPRING, Monographie de la famille des Lycopod. Mém. de l'acad. roy. belgique 1842 und 1849. — CRAMER, Ueber Lycopodium Selago, NÄGELI und CRAMER's Pflanzenphys. Unters. Heft 3. 1855. — DE BARY, Ueber die Keimung der Lycopodien. Bericht d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1858. 4. — HEGELMAIER, Botan. Zeitg. 1872. Nr. 45 ff. und 1874. pag. 513. — FANKHAUSER, Daselbst 1873. Nr. 1. — METTENIUS, Ueber Phylloglossum. Daselbst 1867. — NÄGELI und LEITGEB, Beiträge zur wiss. Bot. Heft 4. 1867. — RUSSOW, Vergleichende Untersuchungen. Petersburg 1872. pag. 128. — STRAS-

BURGER, Botan. Zeitg. 1873. No. 6. — BRUCHMANN, Anlage und Verzweigung der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jenaische Zeitg. f. Naturwiss. VIII. pag. 522. — Das Prothallium von Lycopodium. Botan. Centralbl. XXI. 1885. pag. 23. — GOEBEL, Beiträge zur vergl. Entwickelungsgesch. d. Sporangien. Botan. Zeitg. 1880 und 1881. — Prothallien von Lycopodium inundatum. Botan. Zeitg. 1887. pag. 161. — TREUB, Etudes sur les Lycopodiacées. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg IV. 1885. pag. 107 1886. pag. 87 und 1888 pag. 213. — BOWER, Phylloglossum Drummondii. Trans. of the Royal Soc. of London. Vol. 176. 1885. pag. 665. — VAN TIEGHEM und DOULIOT, Origine des membres endogènes dans les plantes vascul. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VIII. 1.

2. Familie. Psilotaceae. Sporangien dem Scheitel kurzer Zweige, die zwei Sporophylle tragen, eingesenkt, zwei bis vierfächerig.

Die Gattung Psilotum ist ein kleiner gabelig verzweigter Strauch mit spärlichen, sehr kleinen, spitz schuppenförmigen Blättern. Die ganz fehlenden Wurzeln werden durch zahlreiche unterirdische, wurzelähnliche Sprosse vertreten, die jedoch keine Wurzelhaube besitzen und deren Blätter auf wenigzelligen Anlagen stehen bleiben, dagegen sich mit Wurzelhaaren bedecken. Der Stamm besitzt einen axilen, aus drei bis acht Gefäßgruppen zusammengesetzten Fibrovasalstrang, von dem jedoch keine Gefäßbündel in die Blätter abgehen; er wächst nach SOLMS-LAUBACH mit einer dreiseitigen Scheitelzelle und verzweigt sich dichotomisch. Die Sporangien bilden hier keine ährenförmigen Stände, sie sind dem etwas verbreiterten Ende eines kurzen Zweiges eingesenkt. Unterhalb des Gipfels dieses Sporangienstandes sprossen zwei Blattanlagen hervor, die dann auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden und scheinbar ein einziges, zweispaltiges Sporophyll darstellen. Die Sporangien sind bei Tmesipteris zwei-, bei Psilotum meist dreifächerig und daher auch dreiknoptig. Die drei Fächer sind durch drei Längswände und eine axile Gewebemasse gesondert. Die Sporangien öffnen sich später durch einen Längsriss. — Vier Arten in der tropischen und subtropischen Zone.

Literatur. JURANYI, Ueber Psilotum. Botan. Zeitg. 1871. pag. 180. — SOLMS-LAUBACH, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg X.

§ 149. 2. Unterklasse. **Heterospore Lycopodiales.** Die Sporen sind von zweierlei Art: männliche oder Mikrosporen und weibliche oder Makrosporen. Erstere erzeugen nur Spermatozoiden, letztere ein aus der Spore nur wenig hervortretendes Prothallium mit Archegonien. Blätter mit Ligula.

1. Familie Selaginellaceae. Stamm lang gestreckt und verzweigt, mit kleinen schuppenförmigen Blättern, dorsiventral. Sporangien in den Blattaxeln. Makrosporangien meist mit vier Makrosporen, Mikrosporangien mit zahlreichen Mikrosporen.

1. Die proembryonale Generation, das Prothallium. Die ersten Kenntnisse über die Geschlechtsorgane und den Befruchtungsvorgang verdanken wir hier METTENIUS (1850) und HOFMEISTER (1851). Die Mikrosporen haben nur noch eine äußerst reducirte Prothalliumbildung: schon lange vor dem Ausfallen der Sporen aus dem Sporangium wird in ihnen eine kleine sterile Zelle durch eine Wand abgegrenzt von der größeren Zelle, welche unmittelbar die Antheridiummutterzelle darstellt, aus deren weiterer Theilung die die keimende Spore schließlich ausfüllenden Mutterzellen der Spermatozoiden hervorgehen. Nach BELAJEFF soll jedoch die Antheridiummutterzelle auch hier von einer allseitigen einschichtigen Antheridiumwand umschlossen sein, die sich allerdings später auflöse. Die Entwickelung der Spermatozoiden stimmt im Wesentlichen mit der bei den übrigen Gefäßkryptogamen

überein; sie sind gestreckt schraubig, nach vorn zugespitzt und in zwei feine lange Cilien ausgezogen.

Die **Makrosporen** erinnern in ihrem Keimungsproduct (Fig. 445) schon deutlich an die Makrospore (den Embryosack) der Phanerogamen, indem das weibliche Prothallium fast ganz in der Spore eingeschlossen bleibt. Wenn die Makrosporen noch im Sporangium liegen, ist schon ihre Scheitelregion mit einem kleinzelligen Gewebe ausgekleidet; dieses ist das eigentliche Prothallium, denn es erzeugt später die Archegonien. Nach der Aussaat der Sporen beginnt unterhalb des Prothalliums

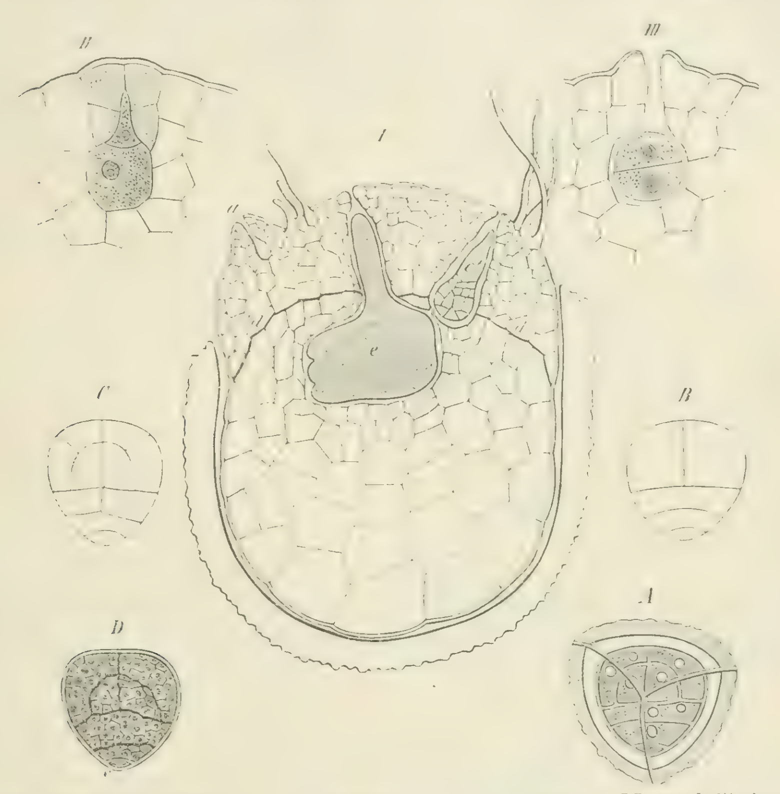


Fig. 445. Keimung von Selaginella, *I—III* S. Martensii, *A—D* S. caulescens. — *I* Längsschnitt einer mit Prothallium und Endosperm gefüllten Makrospore (*d* das Diaphragma), in welcher zwei Embryonen *e e* in Bildung begriffen sind. — *II* junges Archegonium; *III* offenes Archegonium mit der befruchteten und einmal getheilten Eizelle. — *A* eine in Theilung begriffene Mikrospore. *B*, *C* verschiedene Ansichten dieser Theilungen. *D* Mutterzellen der Spermatozoiden im fertigen Antheridium. Nach Pfeffer.

die Bildung freier Zellen, die endlich den ganzen Sporenraum als ein großzelliges Gewebe erfüllen, welches also an das Endosperm der Phanerogamen erinnert. Die am Scheitel der Spore zusammenstoßenden drei Kanten des Exosporiums reißen der Länge nach auf und lassen das Prothallium zu Tage treten. In dem Scheiteltheil desselben ist dann ein Archegonium vorhanden, dem einige andere nachfolgen. Die Archegonien sind dem Prothalliumgewebe eingesenkt; sie besitzen einen aus vier Zellreihen gebildeten Hals. Bezüglich der Bildung einer Halskanalzelle und einer Centralzelle, welche eine Bauchkanalzelle abscheidet und dann als Eizelle verbleibt, während die Kanalzellen verschleimen, besteht Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei den anderen Archegoniaten, desgleichen bezüglich der Befruchtung durch die Spermatozoiden.

2. **Die sporenbildende Generation.** Auch in der Entwickelung des Embryo, die von PFEFFER untersucht worden ist, treten die Selaginellaceen den Phanerogamen nahe, und zwar zunächst durch die Bildung eines Embryoträgers, d. i. eines Gebildes, welches bei allen anderen Gefäßkryptogamen fehlt, aber bei den Phanerogamen fast allgemein vorkommt. Die Eizelle theilt sich durch eine zur Archegoniumaxe querstehende Wand. Aus der oberen Zelle geht durch ansehnliche Längsstreckung der Embryoträger hervor, der gewöhnlich noch einige weitere Theilungen erleidet (Fig. 446) und durch dessen Wachsthum die Embryoanlage in das Prothallium hinabgeschoben wird. Die untere Theilzelle der Eizelle wird zum Embryo. Sie theilt sich zunächst durch eine der ersten Wand rechtwinklig aufgesetzte Transversalwand II; auf der einen Seite der letzteren wird dann nach PFEFFER durch die Wand III die Scheitelzelle des Stammes herausgeschnitten, während der andere Theil derselben Hälfte den einen Cotyledon liefert und aus der auf der anderen Seite von II liegenden Hälfte der andere Cotyledon sowie der Fuß des Embryo hervorgehen. Durch die Ausdehnung des Fußes wird die Stammanlage nach der anderen

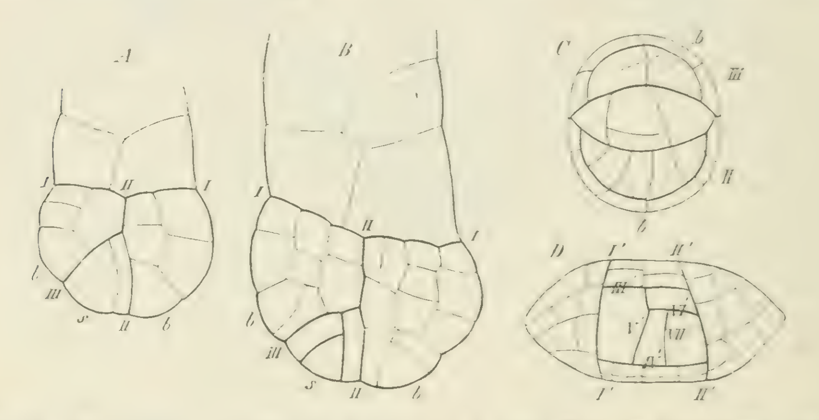


Fig. 446. Embryobildung von Selaginella Martensii. *A*, *B* unterer Theil des Embryoträgers mit den ersten mehrfach getheilten Segmenten und der Scheitelzelle *s* der Stammanlage; *b b* die ersten Blätter. — *C* Scheitelansicht des vorigen. — *D* Scheitel allein, von oben gesehen, im Begriff zwei neue Scheitelzellen rechts und links zu bilden. — *I*, *II*, *III* die Hauptwände der primären Scheitelzelle; *I'*—*VII'* die Längswände, durch welche die beiden neuen Scheitelzellen gebildet werden. Nach PFEFFER.

Seite hinübergedrückt, sodass der Scheitel horizontal und später aufwärts zu liegen kommt (Fig. 445 *I*) und daher endlich nebst seinen beiden ersten Blättern oder Cotyledonen aus dem Scheiteltheil der Spore herauswächst. Die erste Wurzelanlage bildet sich ziemlich spät aus einer inneren Gewebezelle zwischen dem Fuß und dem Embryoträger. Zwischen den beiden Cotyledonen liegt also zunächst eine zweischneidige Stammscheitelzelle. In dieser erfolgen nun aber Theilungen, durch welche sehr bald zwei vierseitige keilförmige Scheitelzellen formirt werden, welche die erste Dichotomie des Stammes vorbereiten; sie liegen neben einander in einer Ebene, welche die gemeinsame Mediane der beiden Cotyledonen rechtwinklig schneidet, wie aus Fig. 446 *C* und *D* ersichtlich ist. Diese beiden Scheitelzellen nehmen bald eine zweischneidige Gestalt an und bilden je zwei Segmentreihen; jede der beiden erzeugt einen Gabelspross.

Die Selaginellen besitzen einen dünnen aber rasch sich verlängernden Stamm von ausgeprägt dorsiventraler Bildung. Er ist ziemlich dicht mit in vier Längsreihen stehenden kleinen schuppenförmigen zugespitzten Blättern besetzt, die sich aber alle in eine Ebene ordnen, indem sie seitlich an den beiden Flanken des Stammes abstehen. Die Blätter haben zweierlei Größe: die Unterblätter, welche der Unterseite des Stammes angeheftet sind, sind viel größer als die an der Oberseite stehenden Oberblätter. An der Innenseite über der Basis besitzt jedes Blatt ein

breites häutiges Anhängsel, eine Ligula. In derselben Ebene, die durch die Beblätterung bestimmt ist, erfolgt auch die Verzweigung des Stammes. Diese ist anscheinend eine dichotome, wobei abwechselnd der eine und der andere Zweig schwächer bleibt, so dass ein sympodiales Sprosssystem entsteht Fig. 238, S. 23 ; in Wirklichkeit ist die Verzweigung eine monopodiale. Die Anlage des Seitenzweiges erscheint unterhalb des Stammscheitels, indem eine Zellgruppe desselben sich hervorwölbt, die aber auch nicht in der Axel eines Blattes, sondern oberhalb eines der Unterblätter steht. Bei den Selaginellen giebt es Arten, wo der Stamm noch, wie erwähnt, mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst, und andere, wo keine Scheitelzelle mehr unterscheidbar ist, sondern wie bei den Lycopodien der Vegetationskegel aus einer Mehrzahl gleichartiger Meristemzellen besteht. Auch kommen Fälle vor, wo eine oder zwei vierflächig keilförmig zugeschärfte Scheitelzellen oder auch eine dreiseitig pyramidale Zelle unterscheidbar sind. Diese Anordnungen wechseln nach Treub sogar innerhalb einer und derselben Art. Auch die Blätter entstehen wie bei den Lycopodien durch Hervorwölbung zweier oder mehrerer Außenzellen des Stammvegetationspunktes.

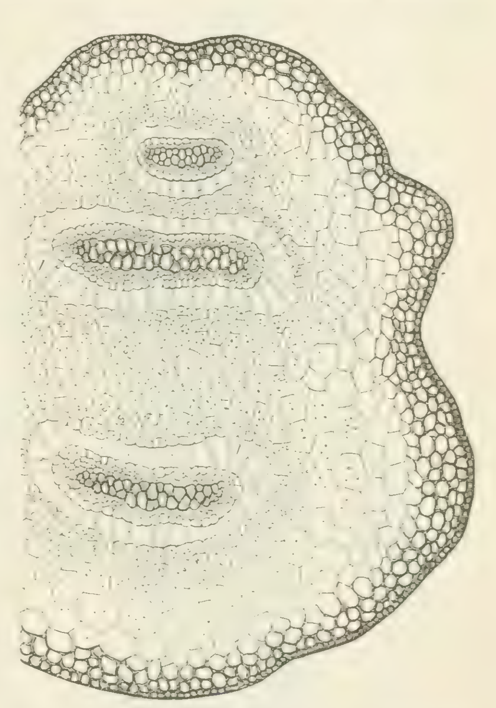


Fig. 447. Querschnitt des Stammes von Selaginella inaequifolia, 150fach vergrößert. Nach Sachs.

Die Wurzeln entspringen in der Regel an den Verzweigungsstellen des Stammes, entweder unmittelbar oder bei einigen Arten an einem sogenannten Wurzelträger. Letzterer ist ein äußerlich wurzelartiges Gebilde, dem aber die Wurzelhaube fehlt und welches unter Umständen sogar in einen belaubten Spross sich umwandeln kann. Die Wurzelträger entstehen nahe am Vegetationspunkte des Stammes, etwas später aber in ähnlicher Weise wie die Zweige, in deren Nähe sie stehen. Das Ende des abwärts wachsenden Wurzelträgers schwillt kugelig an, und im Innern der Anschwellung entstehen die echten Wurzeln, die jedoch erst dann hervorbrechen, wenn der Wurzelträger mit seinem Ende den Boden erreicht hat. Auch die Wurzeln, welche direct aus dem Stamm entspringen, bleiben zunächst unverzweigt oder gabeln sich einmal, um meist erst, wenn sie den Boden berühren, an ihrem Ende monopodiale, dicht gedrängt stehende Verzweigungen zu bilden. Die Wurzeln wachsen mit einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle.

Bezüglich der Gewebebildung erinnern die Selaginellaceen an die Lycopodiaceen, insofern der Stamm ein oder einige bandförmige Gefäßbündel besitzt Fig. 447 die stammeigene sind, indem sie im Anlagezustand bis dicht unter die Scheitelzelle sich verfolgen lassen und an ihren Kanten mit den aus den Blättern kommenden sehr dünnen und einfach gebauten Gefäßbündeln in Verbindung treten. Jedes besteht aus einem centralen Xylemkörper, der wieder an den Kanten die ältesten Spiralgefäße besitzt und nach innen zu leiterförmig verdickte Tracheïden bildet. Das Xylem ist ringsum von einem Phloëm umhüllt, und dieses wird außen von einer bereits zum Grundgewebe gehörigen Parenchymscheide umgeben, auf welche ein das ganze

Gefäßbündel einschließender großer Luftraum folgt, der durch quer liegende Zellfäden, die wie Strebepfeiler den Strang halten, unterbrochen ist (Fig. 447). Eine Endodermis fehlt den Gefäßbündeln. Ebensowenig bildet hier das Grundgewebe jene starke innere Sklerenchymscheide wie bei den Lycopodiaceen, nur die hypodermalen Schichten desselben sind engzelliger und dickwandiger. An den Blättern sind bemerkenswerth die großen Epidermiszellen, die wie bei den Farnen Chlorophyll enthalten, das hier sowie im Grundgewebe der Blätter sehr große aber in geringer Anzahl vorhandene Chlorophyllkörper darstellt. Die Unterseite der Blätter besitzt gewöhnliche Spaltöffnungen.

3. Die Sporangien. Die fertilen Blätter bilden eine vierkantige endständige Aehre, sind unter sich gleich groß und meist etwas anders gestaltet als die sterilen



Fig. 448. Selaginella inaequifolia. *A* fertiler Zweig, 2mal vergrößert. *B* die endständige Aehre im Längsschnitt, links mit Mikro-, rechts mit Makrosporangien, stärker vergrößert. Nach Sachs.



Fig. 450. Selaginella inaequifolia, ein fast reifes Makrosporangium, die hinten liegende vierte Spore nicht mit gezeichnet. 100fach vergrößert. Nach Sachs.

(Fig. 448). Jedes trägt nur ein Sporangium an der Basis oberhalb der Ligula als eine kurzgestielte rundliche Kapsel. Die Makrosporangien, die vorwiegend an den untersten Blättern der Aehre sitzen, enthalten meist vier Makrosporen, die Mikrosporangien zahlreiche Sporen. Die Entstehung der Sporangien, die Bildung des Archespors und der Tapetenzellen stimmt ganz mit den betreffenden Vorgängen bei Lycopodium überein. Die aus dem Archespor hervorgegangenen Zellen isoliren sich und runden sich ab, und wenn es sich um Mikrosporangien handelt, so theilen sie

sich sämmtlich in je vier tetraedrisch geordnete Sporen (Fig. 449). In den Makrosporangien dagegen wächst nur eine jener Mutterzellen stärker und erzeugt die vier Makrosporen, alle übrigen Mutterzellen bleiben ungetheilt (Fig. 450). Die drei Zell-

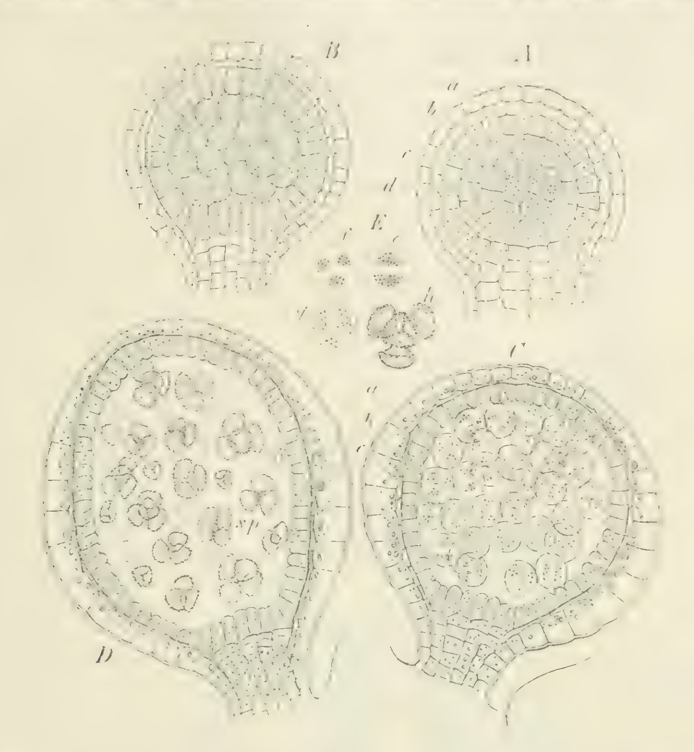


Fig. 449. Entwickelung der Sporangien von Selaginella inaequifolia, Altersfolge nach den Buchstaben *A—D*. *A*, *B* gilt für alle Sporangien, *C*, *D* für Mikrosporangien; *E* Theilung der Mikrosporenmutterzellen, *h* vier fast reife Sporen; *a*, *b*, *c* die dreischichtige Wand des Sporangiums, *d* die Urmutterzellen. *A*, *B*, *E* 500-, *C*, *D* 200fach vergrößert.

schichten der Sporangienwand, also auch die Tapetenzellen erhalten sich hier bis zur Sporenreife.

Gegen 400 meist tropische Arten der Gattung Selaginella.

Literatur. Mettenius, Beiträge zur Botanik I. Heidelberg 1850. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851. — Pfeffer, Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella. Hanstein's botan. Abhandl. IV. 1871. — Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii. Musée botan. de Leide II. — Belajeff, Botan. Zeitg. 1885. pag. 793. — Außerdem die bei den Lycopodiaceen S. 223 citirte Literatur.

2. Familie. Isoëtaceae. Stamm kurz knollenförmig, unverzweigt und in die Dicke wachsend, mit zahlreichen langen Blättern, mit Sporangien in einer basalen Grube an der Oberseite der Blätter. Makrosporangien mit vielen Makrosporen, Mikrosporangien mit noch zahlreicheren Mikrosporen.

1. Die proembryonale Generation, das Prothallium. Hier treten im Wesentlichen dieselben Erscheinungen auf wie bei den Selaginellaceen. Diese sind

hier ebenfalls zuerst von Mettenius und demnächst von Hofmeister ermittelt worden. Die Keimung der Mikrosporen wird durch Fig. 451 *D* erläutert; von den vier Zellen, in welche sich die Antheridiummutterzelle theilt, sind nur die beiden, die an der etwas flacheren Bauchseite der Spore liegen, zur Bildung der Spermatozoiden bestimmt, deren jede zwei erzeugt; die anderen Zellen werden resorbirt. Auch hier soll nach Belajeff um die Spermatozoidenmutterzellen eine einschichtige Antheridiumwand vorhanden sein. Die Spermatozoiden sind lang und dünn und an beiden Enden in einen Pinsel langer feiner Cilien zerspalten (Fig. 451 *E*).

Die keimende Makrospore erfüllt sich ganz mit Zellgewebe, dessen Zellen anfangs hautlos und später durch feste Häute begrenzt sind. Dieses Prothallium tritt dann am Scheitel der Spore, wo die drei zusammenstoßenden Kanten des Exosporiums aufspringen, zu Tage, indem auch die Endosporiumhaut erweicht und verschwindet. Auch die Bildung der Archegonien stimmt mit der von Selaginella überein (Fig. 451 *C*).

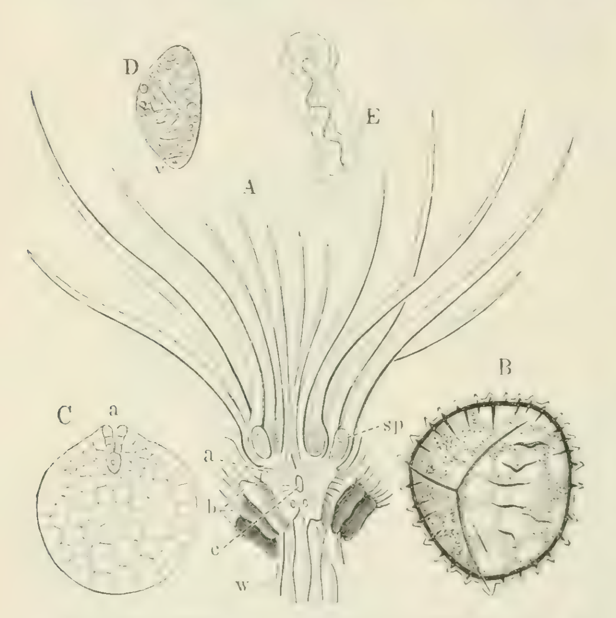


Fig. 451. Isoëtes lacustris. *A* ganze Pflanze in natürlicher Größe, *a* der durchschnittene Stengel, *b* die durch Dickenwachsthum erzeugten Rindenschichten desselben, *c* centraler Fibrovasalstrang, *w* Wurzeln, *sp* Sporangien in den Blattaxeln. — *B* eine Makrospore, 60fach vergrößert. — *C* Längsschnitt durch das in der keimenden Makrospore gebildete Prothallium, *a* ein Archegonium, 60fach vergrößert. — *D* eine Mikrospore mit der rudimentären Vorkeimzelle *v* und zwei Spermatozoiden bildenden Zellen. 500fach vergrößert. — *E* ein Spermatozoid, 500fach vergrößert. *A* nach Mohl, *B*—*E* nach Sachs.

2. Die sporenbildende Generation. Die Eizelle von Isoëtes wird durch drei aufeinander rechtwinklige Wände in drei Octanten getheilt. Nach Kienitz-Gerloff geht aus den vier unteren Octanten der später stark vergrößerte Fuß des Embryo hervor, von den vier oberen Octanten liefern die hinteren die erste Wurzel und den Cotyledon, die vorderen den Vegetationspunkt des Stammes, was also mit den Verhältnissen bei den Farnen nicht völlig übereinstimmen würde.

Der Stamm von Isoëtes hat ein außerordentlich geringes Längenwachsthum und ist unverzweigt. Internodien werden gar nicht gebildet, denn die breit inserirten Blätter bilden eine dichte Rosette und nehmen die obere Region des Stammes ein, die in Form eines flachen Trichters nach der Mitte, wo der Scheitel des Stammes liegt, eingesenkt ist (Fig. 451 *A*). Von demjenigen aller anderen Gefäßkryptogamen unterscheidet sich der Stamm von Isoëtes durch sein beträchtliches dauerndes Dickenwachsthum, welches durch eine im Innern liegende, die centrale Gefäßgruppe umgebende Meristemschicht bewirkt wird, indem dieselbe nach außen hin beständig neue Parenchymlagen erzeugt. Da dies vorwiegend nach zwei oder drei Richtungen des Querschnittes geschieht, so wird der an Dicke zunehmende knollenförmige Stamm zwei- oder dreilappig. Die hervortretenden Gewebemassen sterben von außen langsam in dem Maße ab, als sie sich von innen regeneriren. Zwischen ihnen liegen eben

so viele auf der Unterseite des Stammes zusammentreffende Furchen. Aus diesen treten die in acropetaler Ordnung erzeugten zahlreichen echten Wurzeln hervor, die nach VAN TIEGHEM und DOULIOT hier wie bei den Lycopodiaceen und Phanerogamen aus dem Pericykel des Stammes entstehen.

Die Blätter von Isoëtes sind lang und schmal, fast stielrund und bilden am Grunde einen mit breiter Basis inserirten ungefähr dreieckigen Scheidentheil. Letzterer besitzt an der concaven Innenseite eine große Vertiefung, in welcher das Sporangium sitzt und deren Rand sich in Form eines dünnen häutigen Auswuchses, der als ein Indusium aufzufassen ist, über das Sporangium legt (Fig. 452). Oberhalb der Grube befindet sich noch ein kleines Grübchen, aus dessen Tiefe eine häutige Ligula, die dem gleichnamigen Gebilde der Selaginellaceen analog ist, sich erhebt. Die Blätter stehen in einer Rosette spiralig nach $^{3}/_{8}$ und höheren Divergenzen. Jährlich entsteht eine neue solche Rosette, und zwischen je zwei Jahrescyklen bildet sich ein Cyklus unvollkommener Blätter, die kürzer oder gänzlich auf den schuppenförmigen Basaltheil reducirt sind, also an die Niederblätter der Phanerogamen erinnern.

Weder der Stamm noch die Wurzeln besitzen eine Scheitelzelle, sondern eine Gruppe von Meristemzellen, wie bei den Phanerogamen.

Die Gewebebildung des Stammes lässt einen axilen Fibrovasalstrang unterscheiden, der eine Vereinigung der einzelnen in die Blätter verlaufenden Stränge darstellt; er besteht aus Spiral- und Netztracheïden und zwischen diesen vertheilten zartwandigen Parenchymzellen und ist von einer den Siebtheil vertretenden engzelligen Gewebeschicht umgeben. Um diesen axilen Strang geht die oben erwähnte Meristem- oder Cambiumschicht, aus schmal tafelförmigen Zellen gebildet, herum. Der von derselben ausgehende Zuwachs ist in centripetaler Richtung unbedeutend; es werden hier nur wenige Schichten gebildet, von deren Zellen nur ausnahmsweise einzelne zu Tracheïden werden. In centrifugaler Richtung ist das Dickenwachsthum sehr ausgiebig, die Rinde nimmt also in der oben erwähnten Weise an Dicke bedeutend zu, und diese secundäre Rinde besteht nur aus Parenchymzellen. Das Grundgewebe der Blätter bildet nach Art der Wasserpflanzen durch Querwände gekammerte Lufträume und ist von einem Gefäßbündel durchzogen, in welchem Xylem und Phloëm collateral neben einander liegen. Die Epidermis ist bei den im Wasser wachsenden Pflanzen ohne, bei den außerhalb des Wassers wachsenden mit Spaltöffnungen.



Fig. 452. Längsschnitt durch den unteren sporangientragenden Theil eines Blattes von Isoëtes lacustris. *L* Ligula, *J* Indusium, *Sp* Sporangium (Mikrosporangium), *Tr* die Trabeculae, *Gf* Gefäßbündel des Sporophylls. Nach GOEBEL.

3. Die Sporangien sitzen einzeln in der erwähnten Grube der Blattscheide. Die äußereren Blätter der Rosette erzeugen nur Makrosporangien, die inneren nur Mikrosporangien. Beide Arten von Sporangien sind durch Gewebefäden (Trabeculae), die von der Bauch- zur Rückenseite ausgespannt sind, gefächert, und die Fächer enthalten die Sporen (Fig. 452). Sie springen nicht auf, sondern die Sporen werden durch Verwesung der Wand frei.

Die Sporangien gehen auch hier aus einer Zellgruppe der Blattbasis hervor und lassen eine hypodermale Zellschicht als Archespor erkennen (Fig. 453). In den Mikrosporangien theilen sich die Archesporzellen derart, dass im Querschnitte Zellreihen sichtbar werden. Zunächst ist ein Unterschied zwischen den sterilen, zu den Trabeculae werdenden und den fertilen Zellreihen nicht zu bemerken, aber bald tritt ein solcher dadurch hervor, dass jene den reichen Protoplasmagehalt verlieren und zu mehr langgestreckten, lufthaltige Intercellularräume bildenden Zellen werden.

die sporogenen Zellreihen aber reichen Protoplasmagehalt besitzen und umfangreiche Complexe von Sporenmutterzellen erzeugen (Fig. 453 *C*); letztere sind auch hier von Tapetenzellen umgeben, die später aufgelöst werden. Die Mikrosporen entstehen durch Viertheilung der Mutterzellen, sind also in großer Zahl in jedem gefächerten Sporangium vorhanden. In den M a k r o s p o r a n g i e n (Fig. 454) bilden sich aus dem

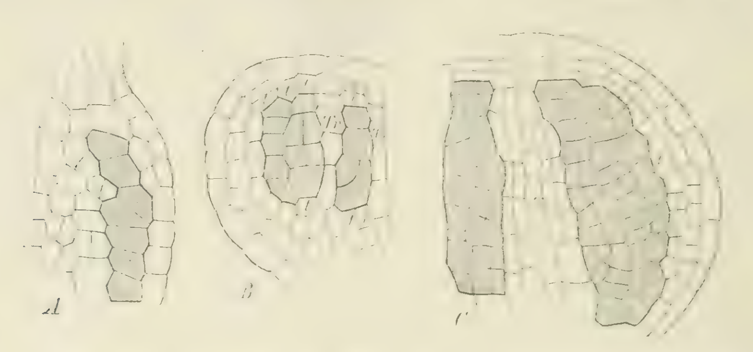


Fig. 453. Isoëtes lacustris. Entwickelung der Mikrosporangien. *A* Theil eines Längsschnittes, die Zellen des Archespors sind dunkel gehalten, links würde das Gefäßbündel des Sporophylls angrenzen. *B*, *C* Theile von Querschnitten, wo die aus dem Archespor hervorgegangenen sporogenen Zellcomplexe ebenfalls dunkel gehalten sind; *t* Tapetenzellen; *Tr* Trabeculae. Nach GOEBEL.

Archespor die Trabeculae und die sporogenen Zellen in ähnlicher Weise. Es geht aber aus jeder Archesporzelle nur e i n e Sporenmutterzelle von beträchtlicher Größe hervor, die also hier einzeln zwischen den Trabeculae liegen, aber auch von Tapetenzellen umgeben sind. Aus jeder Sporenmutterzelle gehen vier Makrosporen hervor;

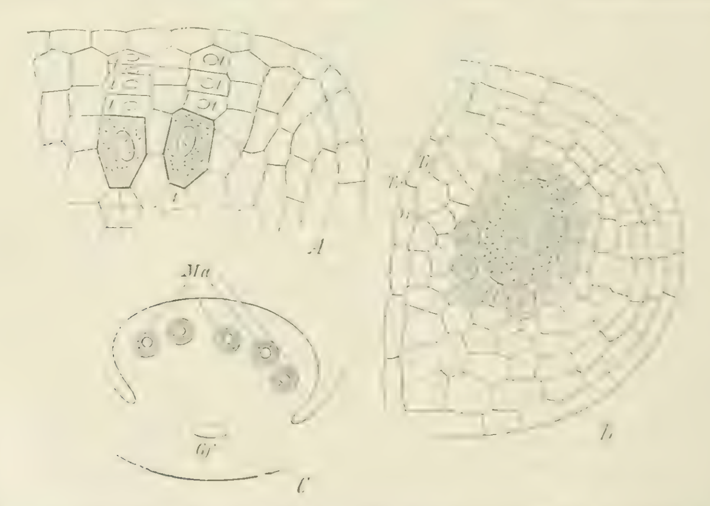


Fig. 454. Isoëtes lacustris, Makrosporangien verschiedener Entwickelung im Querschnitt. *A* junges Stadium. *B* älteres, wo die Makrosporenmutterzelle sich abgerundet hat, *tt* Tapetenzellen, *Tr* Trabeculae. *C* vollständiger Querschnitt durch ein Makrosporangium derselben Entwickelungsstufe wie *B*, *Ma* die einzeln im Gewebe liegenden, durch die Trabeculae getrennten Makrosporenmutterzellen, *Gf* Gefäßbündel des Sporophylls. Nach GOEBEL.

daher ist hier eine große Zahl von Makrosporen im Sporangium vorhanden. Hier kommt auch ein ähnlicher Fall von Apogamie vor, wie bei den Farnen, indem bei manchen Pflanzen an der Stelle, wo sonst ein Sporangium sitzt, sich ein Spross bildet,

der sich später von der Mutterpflanze ablöst und zu einem neuen Individuum heranwächst. — Etwa 50 von der gemäßigten bis in die tropische Zone vorkommende Arten der Gattung Isoëtes.

Literatur. Mettenius, Beiträge zur Botanik I. Heidelberg 1850. — Hofmeister, Entwickelung der Isoëtes. Abhandl. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. IV. 1855. — A. Braun, Ueber Isoëtes. Monatsber. d. Berliner Akad. 1863. — Tschistiakoff, Ueber Sporenentwickelung von Isoëtes. Nuov. giorn. Botan. Ital. 1873. pag. 207. — Goebel, Sprossbildung auf Isoëtes-Blättern. Botan. Zeitg. 1879. No. 1. — Mer, Bull. de la soc. bot. de France 1881. pag. 72. — Kienitz-Gerloff, Entwickelung des Embryos von Isoëtes. Botan. Zeitg. 1881. — Belajeff, Botan. Zeitg. 1885. pag. 793. — Außerdem die bei den Lycopodiaceen S. 223 citirte Literatur.

3. Familie. Lepidodendraceae. Die für die Steinkohlenformation charakteristischen Schuppenbäume (Lepidodendron) besaßen einen baumartigen, bis zu 30 m Höhe erreichenden, dichotom verzweigten Stamm, dicht mit spiralig gestellten linealischen spitzen Blättern besetzt, die nach dem Abfallen rhombische Blattkissen mit einer kleinen Narbe auf den Stämmen zurückließen (Fig. 455). Sie besaßen einen centralen Gefäßcylinder, dessen Tracheiden gegen die Mitte hin am weitesten sind, und von welchem aus die einsträngigen Blattspuren abgehen, was also an den Stammbau der Lycopodiales erinnert. Die Sporangien befanden sich in großen, ovalen, zapfenähnlichen Ständen am Ende von Zweigen (Lepidostrobus); die dichtstehenden Sporophylle trugen je ein Sporangium auf ihrer Oberseite, und zwar die unteren Makro-, die oberen Mikrosporangien (Fig. 456).

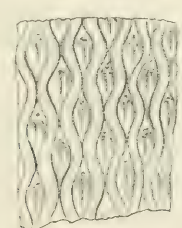


Fig. 455. Blattpolster und Narben der Stammoberfläche von Lepidodendron Veltheimianum.

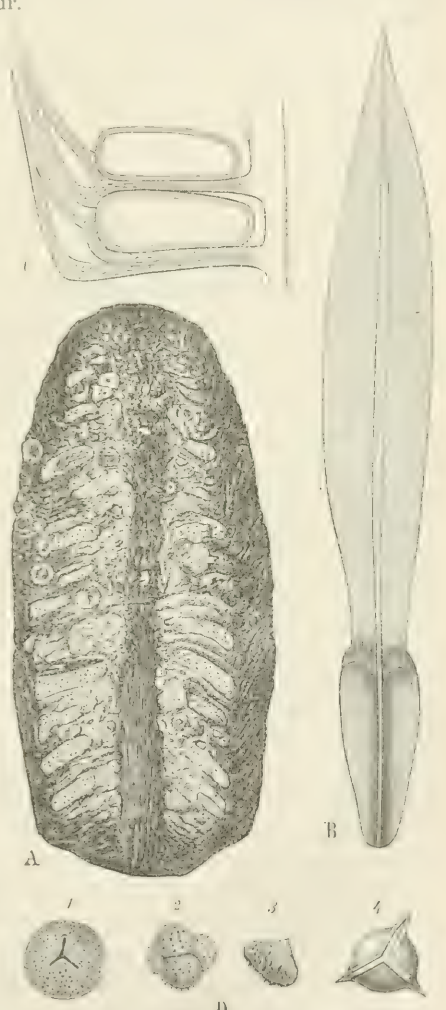


Fig. 456. *A* Lepidostrobus Dabadianus. *B* Sporophyll von Lepidophyllum von Saarbrücken. *C* Zwei Sporophylle von Lepidostrobus ornatus mit Sporangien im Längsschnitt. *D 1* Makrospore von *A*; *2*, *3* Mikrosporen von Lepidostrobus Wünschianus. *4* Makrospore von *C*. *A*, *C*, *D* nach Schimper, *B* nach Schenk.

4. Familie. Sigillariaceae. Die ebenfalls der Steinkohlenformation angehörigen, als Sigillarien bezeichneten Stämme besaßen ein ausgiebiges Dickenwachsthum und unterscheiden sich von den Lepidodendren besonders durch die Stellung der Blattnarben in stark hervortretenden Orthostichen. Die als Stigmarien bezeichneten Fossilien sind jetzt als die langen dichotom verzweigten unterirdischen im Sumpfboden wachsenden Sprosse der Sigillarienstämme erkannt. Die Sporophylle bildeten ähnliche ährenförmige Stände wie bei den vorigen.

Literatur. Renault, Cours de botanique fossile II. 1882. — Schenk, Die fossilen Pflanzenreste in Handbuch der Botanik III. Breslau 1887.

III. Abtheilung.

Phanerogamae (Samenpflanzen, Embryophyta siphonogama, Siphonogamae).

§ 150. In den Phanerogamen hat die Entwickelung des Pflanzenreiches ihren Abschluss gefunden; sie stellen eine von den heterosporen Gefäßkryptogamen ausgegangene weitere Entwickelungsstufe dar, und die Deutung und Terminologie ihrer Eigenheiten müssen daher aus der Vergleichung mit jenen Klassen genommen werden. Die proembryonale Generation ist wie dort eingeschlechtig. Die männliche entwickelt sich in Mikrosporen, die nach der alten Bezeichnung hier Pollenkörner heißen; sie ist ebenfalls auf wenige Zellen reducirt, zeigt aber den charakteristischen Unterschied von den Archegoniaten, dass hier keine Spermatozoiden gebildet werden, sondern dass die Befruchtung durch eine schlauchförmig auswachsende Zelle des männlichen Prothalliums, den Pollenschlauch, geschieht, welcher nach der Makrospore hinwächst und dort den männlichen Zellkern mit dem Kern der Eizelle verschmelzen lässt. Die weibliche proembryonale Generation entwickelt sich in der Makrospore, hier Embryosack genannt; sie enthält einige Archegonien oder nur ein Archegonium, welches auf eine Eizelle reducirt ist. Das Charakteristische der Phanerogamen in dieser Beziehung ist, dass der Generationswechsel in der Samenbildung versteckt ist; die Makrospore wird nämlich bei der Reife nicht aus dem Makrosporangium, hier Samenknospe genannt, entleert, und während das letztere mit der alten embryonalen Generation verbunden bleibt, bildet die darin für immer eingeschlossene Makrospore ihr Prothallium (hier Endosperm genannt), die Archegonien und den Embryo; erst nach Ausbildung des letzteren löst sich das Makrosporangium, nun Same genannt, von der alten embryonalen Generation los. Mit der

Keimung des Samens beginnt die Entwickelung der neuen embryonalen oder sporenbildenden Generation, die wie bei den Gefäßkryptogamen aus der in Wurzel, Stamm und Blätter gegliederten Pflanze besteht.

Wenn auch die früher übliche und zur Gewohnheit gewordene Benennung Phanerogamen noch weiter beibehalten werden mag, so ist doch nach Vorstehendem klar, dass eine bessere, weil bezeichnende Nomenclatur durch den Ausdruck Samenpflanzen geschaffen wird, indem damit das Charakteristische der weiblichen Generation angedeutet wird, oder auch durch die Bezeichnung Siphonogamen, wenn man das Characteristicum der männlichen Generation, d. h. die Befruchtung durch einen Pollenschlauch, als das schwerer wiegende Moment ansieht.

Die für die Phanerogamen charakteristischen Befruchtungsverhältnisse sind zuerst von Amici erkannt worden. Nachdem derselbe schon 1830 die Pollenschläuche bis zu ihrem Eindringen in die Samenknospen verfolgt hatte, trat Schleiden 1837 mit der Irrlehre hervor, dass das in den Embryosack eingedrungene Ende des Pollenschlauches selbst es sei, welches sich zum Embryo umbildet, womit also die Sexualität eigentlich negirt wurde. Aber der genannte italienische Naturforscher brachte 1842 und besonders 1846 die entscheidenden Beweise dafür, dass der Embryo aus einer schon vor dem Eintreffen des Pollenschlauches im Embryosacke vorhandenen weiblichen Zelle, welche durch jenen befruchtet wird, entstehe. Durch Mohl und namentlich durch die umfangreichen Untersuchungen Hofmeister's seit dem Jahre 1849 wurde Amici's Darstellung als die richtige bestätigt. Erst in der neueren Zeit sind die feineren Verhältnisse, insbesondere das Verhalten der Kerne der männlichen und der weiblichen Zellen bei diesem Befruchtungsacte, hauptsächlich durch Strasburger verfolgt worden, wovon unten am betreffenden Orte bei den Gymnospermen und Angiospermen das Nähere erläutert ist.

Es lässt sich noch eine Reihe von Merkmalen anführen, in denen die Samenpflanzen übereinstimmen und durch welche sie sich zugleich von den Gefäßkryptogamen unterscheiden. Diese Merkmale stehen zum Theil im Zusammenhang mit den eben angeführten Verhältnissen der Sexualorgane und des Generationswechsels, zum Theil aber scheinen sie in keiner Beziehung dazu zu stehen. Auch sie sollen hier bereits kurz angedeutet werden.

Mikro- und Makrosporen werden auch hier meist von eigenartigen Blättern (Sporophyllen) erzeugt; bisweilen aber auch von einem Axenorgan. Die Sporophylle und das sie tragende Axengebilde machen zusammen die B l ü t h e im weitesten Sinne aus. Die Abgrenzung dieses Gebildes von den übrigen Blättern der Pflanze ist zwar schon bei den Gymnospermen ziemlich scharf ausgeprägt, erreicht aber bei den Angiospermen einen noch weit höheren Grad, so dass man erst bei diesen von Blüthen im eigentlichen Sinne des Wortes redet, zumal da hier meistens noch andere unmittelbar unter den Sporophyllen an derselben Axe stehende Blätter, die in Stellung, Form, Farbe und Structur von den übrigen Blättern der Pflanze verschieden sind und physiologische

Beziehungen zur Befruchtung und zur Fruchtbildung zeigen, mit zur Blüthe gerechnet werden müssen.

Die Mikrosporen (Pollenkörner) werden in Mikrosporangien gebildet, welche hier Pollensäcke heißen. Ihre Structur und Entstehung, sowie die Bildung der Mikrosporen durch Viertheilung von Mutterzellen (Pollenmutterzellen) stimmen bis in alle Einzelheiten mit den Verhältnissen der Sporangien der Gefäßkryptogamen überein. Das die Mikrosporangien tragende Sporophyll oder Axenorgan wird hier von jeher als Staubgefäß, Staubblatt, Anthere bezeichnet, es nimmt meistens eine eigenartige, von der der übrigen Blätter der Pflanze sehr abweichende Ausbildung an.

Abweichender von den Verhältnissen der Gefäßkryptogamen sind die weiblichen Geschlechtsorgane. Das Makrosporangium wird hier durch die Samenknospe (auch Eichen, ovulum, genannt) vorgestellt. Die Sporophylle, welche sie tragen, heißen Fruchtblätter oder Carpelle; bisweilen wird die Samenknospe von der Blüthenaxe erzeugt, dann aber meist auch von Fruchtblättern umhüllt. Der wesentliche Bestandtheil der Samenknospe ist der Knospenkern oder Nucellus, ein kleinzelliger Gewebekörper von meist eirunder Gestalt. Derselbe ist mit wenigen Ausnahmen von einer oder zwei Hüllen, den Integumenten, umgeben. Diese an den Makrosporangien der Gefäßkryptogamen fehlenden Gebilde bestehen aus einigen Gewebeschichten, welche den jungen Nucellus von seiner Basis her umwachsen und am Scheitel desselben sich zusammenneigend und ihn überragend einen kanalartigen Zugang, die Mikropyle, bilden, durch welchen der Pollenschlauch bei der Befruchtung eindringt. Die Makrospore entsteht nicht mehr durch Viertheilung einer Sporenmutterzelle, sondern von dem Complex von Zellen, aus welchen das Makrosporangium besteht, wächst eine Zelle, die anderen verdrängend, heran und wird zur Makrospore oder zum Embryosack; selten entstehen mehrere Embryosäcke in einem Nucellus.

Bei dem Zusammenwirken des Pollens und der im Embryosack vorgebildeten Eizellen der Phanerogamen handelt es sich um zwei wohl zu unterscheidende Vorgänge, die Bestäubung und die Befruchtung. Die erstere besteht in der Uebertragung des Pollens aus den Antheren nach den weiblichen Organen; der Pollen wird durch fremde Kräfte (durch Wind, mechanische Einrichtungen in den Blüthen, am häufigsten durch Insecten) dorthin übertragen und auf der Samenknospe, beziehendlich auf einem besonderen von den Fruchtblättern gebildeten Empfängnissorgane (Narbe) durch klebrige Stoffe festgehalten. Daselbst keimen die Mikrosporen und es erfolgt nun erst die Befruchtung, indem dieselben zum Pollenschlauche auswachsen, der bis zu den Eizellen vordringt. Zwischen Bestäubung und Befruchtung vergehen meist nur wenige Tage oder Stunden, manchmal auch längere Zeit, sogar Monate.

Der Erfolg der Befruchtung äußert sich in der Umbildung der Samenknospe zum Samen: unter bedeutendem Wachsthum des Embryosackes entwickelt sich innerhalb desselben aus der Eizelle der Embryo; das

ebenfalls im Embryosack eingeschlossen bleibende Prothallium (Endosperm) erfüllt sich gewöhnlich mit Reservenährstoffen und wird zum Nährgewebe für den Embryo beim künftigen Aufkeimen des Samens, wodurch an die ähnlichen Verhältnisse bei den heterosporen Gefäßkryptogamen erinnert wird. Bisweilen bleibt auch ein Theil des Gewebes des Nucellus mit Nährstoffen erfüllt bis zur Samenreife erhalten (Perisperm genannt). Aus den Integumenten geht hauptsächlich die Samenschale hervor, die durch mechanisch ausgebildete Gewebeschichten eine harte, schützende Hülle darstellt. Der fertig ausgebildete Same geht zuletzt in einen Ruhezustand über, wobei er den größten Theil seines Wassers aus den Zellen verliert; in diesem Zustande verbleibt er bis zur beginnenden Keimung. Der Embryo macht also hier immer in seiner Entwickelung eine Pause, von welcher bei den Archegoniaten nichts zu finden ist.

Derjenige Theil der Blüthe, welcher nach der Befruchtung nicht verloren geht, sondern bleibt und sich weiter ausbildet und zu welchem auch die Samen gehören, kann als Frucht im weiteren Sinne bezeichnet werden. Nach dem gewöhnlichen botanischen Sprachgebrauch bezeichnet man indessen damit nur den von Fruchtblättern gebildeten und die Samen unmittelbar einschließenden Theil, wie er zur Zeit der Samenreife sich darstellt. Die Frucht ist mithin morphologisch genommen nichts Neues an der Pflanze, sondern stellt nur physiologisch veränderte schon vor der Befruchtung vorhandene Theile dar.

Der Ersatz der alten Bezeichnungen Pollen durch Mikrosporen, Pollensäcke durch Mikrosporangien, Embryosack durch Makrospore, Samenknospe durch Makrosporangium, Endosperm durch Prothallium etc. wird keine unüberwindlichen Schwierigkeiten machen. Wenn man sich aber von jenen durch Tradition eingewurzelten Ausdrücken nicht überall befreien kann, so soll man sich doch immer der phylogenetisch begründeten Deutung der betreffenden Organe bewusst sein, wie sie in den modernen Bezeichnungen ausgesprochen liegt.

In den vegetativen Organen der Phanerogamen sind besonders folgende Charakterzüge hervorstechend. Während bei der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzen in den vorausgehenden Abtheilungen Wurzeln, Stämme und Blätter durch eine Scheitelzelle (I., S. 116) wachsen, ist hier eine solche nicht mehr nachweisbar, sondern an deren Stelle ein kleinzelliges Meristem vorhanden, gewöhnlich in Dermatogen, Periblem und Plerom differenzirt (I., S. 122), welche Gewebe auch continuirlich in die ersten Anlagen der seitlichen Glieder, Blätter und Sprosse, übergehen (S. 16). Jedoch soll nach Dingler in ganz jungen Keimpflanzen von Cycadaceen und Coniferen noch eine dreiseitige Scheitelzelle nachweisbar sein, die sich aber in späteren Stadien verliert. Die normale Verzweigung der Sprosse, Blätter und Wurzeln ist monopodial (S. 22); die Verzweigung der Sprossaxen gewöhnlich axillär (S. 35). Die morphologisch gleichwerthigen Glieder zeigen hier eine äußerst vielseitige Metamorphose, indem sowohl Sprosse wie Blätter den mannigfaltigen Lebensbedürfnissen angepasst die Form verschiedenartiger Organe annehmen können.

Bezüglich der Gewebebildung stimmen die Phanerogamen mit den Gefäßkryptogamen in dem Besitze echter Fibrovasalstränge überein, zeigen aber hierin die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, dass jeder in ein Blatt ausbiegende Strang nur der obere Schenkel eines abwärts in den Stamm verlaufenden Stranges ist, dass also die Fibrovasalstränge des Stammes Blattspurstränge sind (I., S. 169), die an ihren unteren Enden mit benachbarten Blattspursträngen zusammenhängen.

I. Unterabtheilung.

Gymnospermae, Nacktsamige (Archispermae, erste Samenpflanzen).

§ 151. Die Samenknospen sind nicht von einem durch Verwachsung von Fruchtblättern entstandenen Fruchtknoten umschlossen, sondern stehen nackt auf ausgebreiteten Fruchtblättern oder in directer Verlängerung der Axe. Die Mikrosporen (Pollenkörner) gelangen daher direct auf den Nucellus, den der Pollenschlauch durchwächst, um zur Makrospore (Embryosack) zu gelangen. Die Mikrosporen entwickeln hier vor dem Ausstäuben noch ein rudimentäres Prothallium mit ein bis drei vegetativen Zellen und einer männlichen zum Pollenschlauch auswachsenden Sexualzelle (Uebereinstimmung mit den heterosporen Gefäßkryptogamen). Die Makrospore ist schon vor der Befruchtung mit einem Prothallium (Endosperm) ausgefüllt, welches später bei der Keimung als Nährgewebe dient, und welches einige Archegonien (Corpuscula genannt) enthält, die oft noch außer der Eizelle Hals- und Kanalzelle besitzen (Uebereinstimmung mit den Gefäßkryptogamen).

Die Pollensäcke stehen immer an der Unterseite eigenthümlicher Blätter (Staubblätter) zu zwei bis vielen. Die Staubblätter sind meist zahlreich spiralig und quirlig an einer besonderen, meist stark verlängerten dünnen Axe angeordnet, das Ganze kann als Andröceum bezeichnet werden.

Die Samenknospe steht entweder einzeln als metamorphosirtes Ende einer Axe oder seitlich unter dem Scheitel einer solchen oder in der Axel, an den Rändern oder auf der Oberseite schuppenförmiger Fruchtblätter (Carpelle), welche dann oft in großer Zahl in schraubiger Anordnung oder in alternirenden Quirlen an einer mehr oder weniger verlängerten Axe auftreten. Die einzelne Samenknospe oder die Gesammtheit der an einer Axe vereinigten Samenknospen nebst Fruchtblättern kann als Gynäceum bezeichnet werden. Weil Andröceum und Gynäceum hier sehr unähnlich den Blüthen der Angiospermen sind, ist es passender, hier von eigentlichen Blüthen noch nicht zu reden. Männliche und weibliche Organe befinden sich auf demselben Individuum oder auf verschiedenen Individuen, die Pflanzen sind also monöcisch oder diöcisch.

Der reife Samen ist mit Endosperm erfüllt, worin der gerade

gestreckte, deutlich in Stamm, Blätter und Wurzel gegliederte Embryo liegt, seine Wurzelspitze dem Mikropylenende, seine Blattspitzen dem Samengrund zugekehrt. Die Blattbildung des Embryo beginnt mit einem zwei- bis mehrgliedrigen Quirl von Blättern (Cotyledonen), die sich bei der Keimung als erste Laubblätter entfalten.

Der Keimstengel wächst mit wenig Ausnahmen unbegrenzt senkrecht aufwärts und bleibt, wenn er sich verzweigt, kräftiger als alle Seitensprosse, während er nach unten in die senkrecht hinabwachsende Pfahlwurzel übergeht, welche in acropetaler Folge Seitenwurzeln hervortreten lässt, deren Verzweigungen schließlich ein meist mächtiges Wurzelsystem bilden.

Die Gewebebildung des Stammes ähnelt der der Dicotylen, indem ein Ring von Blattspuren vorhanden ist, der bei den Coniferen sogar secundäres Dickenwachsthum nach Art der Dicotylen zeigt (I., S. 195). Nur fehlen den Gymnospermen, mit Ausnahme der Gnetaceen, im secundären Holze die Gefäße (I., S. 200). Von den übrigen Phanerogamen sind die Gymnospermen auch durch die Gewebegliederung im Urmeristem des Vegetationspunktes unterschieden, indem im Stammscheitel keine oder nur eine undeutliche Differenzirung von Dermatogen und Periblem erkennbar ist, und in der Wurzelspitze das Periblem zugleich die Wurzelhaube erzeugt (vergl. I., Fig. 78 u. 79, S. 126).

Mit Chlorophyll versehene, daher Kohlensäure assimilirende Pflanzen. Ernährung bei vielen Coniferen durch Pilzhülfe mittelst Mykorhizen (I., S. 260).

Die Gymnospermen bilden den Uebergang von den Gefäßkryptogamen zu den Angiospermen. Sie sind daher auch schon in früheren geologischen Perioden als die letzteren vorhanden gewesen in vielen zum Theil ausgestorbenen Formen.

§ 152. 1. Klasse. **Cycadaceae.** Stamm nicht oder weniger verzweigt; Laubblätter sehr groß, gefiedert oder fiedertheilig, spiralig angeordnet, an der Spitze des Stammes eine Laubkrone bildend wie bei vielen Farnen. Diöcische Pflanzen. Staubblätter mit zahlreichen Mikrosporangien (Pollensäcken), zu vielen an einer Axe zapfenförmig. Fruchtblätter mit einer oder einigen Samenknospen an beiden Seitenrändern. Embryo mit zwei oben oder in der Mitte vereinigten Cotyledonen.

Vegetationsorgane. Den Farnen auch im Habitus am nächsten stehende Gymnospermen, mit knollen- oder säulenförmigem Stamme, welcher an der Spitze langsam sich verlängert und keine Internodien bildet, indem die großen Laubblätter dicht übereinander stehen. Es tritt aber hier bereits eine Metamorphose in der Blattbildung ein, indem in periodischem Wechsel mit den Laubblättern Niederblätter auftreten in Form trockener, brauner lederartiger Schuppen von relativ geringer Große, welche modificirte Laubblattanlagen sind, mit verkümmerter Spreitenanlage und alleiniger Entwickelung des Blattgrundes. Die Niederblätter umhüllen die mitten zwischen den Laubblättern stehende Terminalknospe des Stammes, unter ihrem Schutze bildet sich der folgende neue Cyklus von Laubblättern. Die älteren Stammtheile sind mit den stehenbleibenden Grundstücken der älteren abgestorbenen Laubblätter und den alten Niederblättern panzerartig bedeckt. — Laubblätter deutlich in Stiel und Spreite differenzirt; letztere meist gefiedert oder fiedertheilig, in der Knospenlage

mehr oder weniger schneckenförmig eingerollt, ähnlich wie bei den Farnen. Blattfiedern fiedernervig oder längsnervig, mit häufig dichotomen, aber niemals Anastomosen bildenden Nerven. — Der Stamm geht nach unten in eine Pfahlwurzel über, die sich normal monopodial verzweigt. — Der Stamm besitzt anfangs einen primären Kreis von Blattspuren, welcher die Rinde vom Marke trennt. Der Holztheil der Gefäßbündel besteht aus Tracheïden, deren innerste erstentstandene spiralfaserig, die anderen treppenförmig verdickt sind, also wie bei den Coniferen. Secundäres Dickenwachsthum des Stammes nach Dicotylenart durch den Cambiumring des primären Bündelringes; bei Cycas und Encephalartos aber durch Entstehung successiv neuer Zuwachsringe an der Außengrenze des älteren Bündelringes. Gefäße im secundären Holze fehlen; Tracheiden mit Hoftüpfeln oder treppenförmig-netzfaseriger Wand. In die Blätter treten je zwei Blattspurstränge ein, die sich im Stiele in eine Anzahl Bündel spalten. Grundgewebe stark entwickelt, mit Gummigängen. Blätter mit dicker Cuticula, kräftig entwickelter Hypodermaschicht und tief eingesenkten, aus zwei Schließzellen bestehenden Spaltöffnungen auf der Unterseite.

Geschlechtsorgane. Die fertilen Blätter erscheinen am Gipfel des Stammes, an einer verlängerten Axe zahlreich spiralig angeordnet, einen zapfenartigen Stand bildend, an die Sporangienstände vieler Gefäßkryptogamen erinnernd.

Das Andröceum bildet ebenfalls einen zapfenartigen Stand von zahlreichen, im Verhältniss zu den Laubblättern kleinen, aber doch bis zu 6 bis 8 cm langen Staub-



Fig. 457. Ceratozamia longifolia. A Pollenkorn vor der Keimung mit dem dreizelligen Körper y. — B keimendes Pollenkorn: e Exine, ps Pollenschlauch, aus der Intine entstanden, y innerer Zellkörper (rudimentärer Vorkeim). Nach Juranyi.



Fig. 458. Ein Fruchtblatt von Cycas revoluta, in 1/2 der natürlichen Größe; f die Fiederblättchen des laubblattähnlichen Fruchtblattes; sk Samenknospen an Stelle der unteren Fiedern; sk' eine weiter entwickelte Samenknospe. Nach Sachs.

Staubblättern von dauerhafter, verholzter harter Beschaffenheit. Sie sitzen mit schmaler Basis der Axe an, verbreitern sich und spitzen sich dann wieder in eine einfache oder in zwei hakenförmige Spitzen zu oder aber sie sind (bei Zamia) schildförmig gestielt. Pollensäcke zahlreich auf der Unterseite der Staubblätter, meist in viele kleine Gruppen zu zwei bis fünf zusammengestellt, rund oder elliptisch, etwa ein mm groß, mit Längsriss aufspringend (Fig. 459). Ihre Wandung besteht aus mehreren Zellschichten, ihr Inneres aus einem Complex von Pollenmutterzellen, der von einer doppelten Lage schmaler dünnwandiger Tapetenzellen umkleidet ist. Die Pollenmutterzellen theilen sich zunächst in zwei, dann in vier oder auch simultan in vier Tochterzellen. Anfangs sind die frei gewordenen Pollenkörner einzellig und kugelig; bei ihrem weiteren Wachsthum aber tritt die rudimentäre Vorkeimbildung ein, indem der Inhalt in eine große und eine kleine Zelle, jede mit einem Zellkern versehen, sich theilt (Fig. 457). Die kleine, auf der einen Seite der Intine der Pollenzelle anliegend, wölbt sich auf der anderen Seite papillenförmig in die größere hinein und erleidet nun noch eine und manchmal noch eine zweite Theilung parallel der ersten Theilung. Dieser kleine Zellkörper bleibt als rudimentäres Prothallium im Pollenkorn unthätig, während die große Zelle an der diametral gegenüberliegenden Stelle zum Pollenschlauch auswächst, indem wie gewöhnlich die Intine unter Durchbrechung der Exine sich ausstülpt.

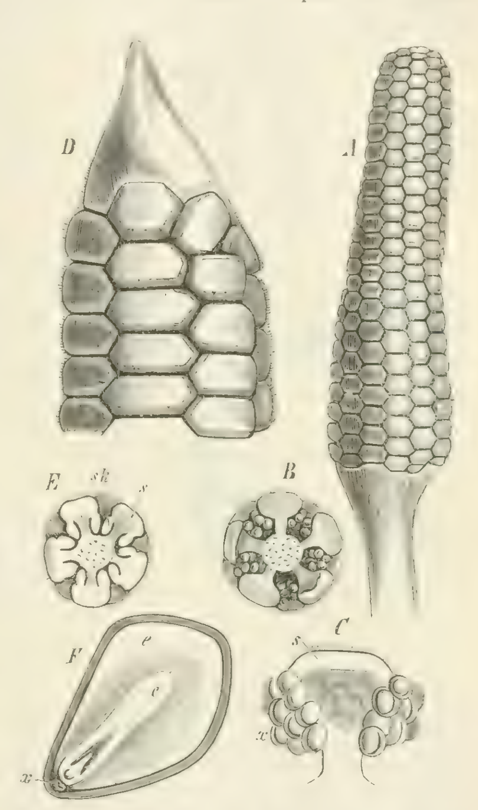


Fig. 459. Zamia muricata. A eine männliche Blüte in natürlicher Größe; B Querschnitt derselben; C ein Staubblatt derselben mit den Pollensäcken x und dem schildförmigen Träger s, von unten gesehen. — D oberer Theil einer weiblichen Blüthe in natürlicher Größe; E Querschnitt derselben, s die schildförmigen Träger der Samenknospen sk. — F reifer Samen im Längsschnitt; e Endosperm, c Cotyledonen, bei x der zusammengewickelte Embryoträger. Nach KARSTEN.

Das Gynäceum ist bei Cycas eine nur wenig metamorphosirte Laubblattrosette des Stammes, die dann wieder von dem Scheitel des letzteren durchwachsen wird, indem wieder neue Laub- und Niederblätter folgen. Die makrosporangientragenden Blätter von Cycas sind sogar, wenn auch kleiner, doch im Wesentlichen ebenso geformt wie die Laubblätter; mehrere der unteren Fiederblättchen sind durch die pflaumengroßen Samenknospen ersetzt (Fig. 458). Bei den anderen Gattungen gleicht das Gynäceum äußerlich ungefähr einem Tannenzapfen, weil die Fruchtblätter gestaltlich mehr verändert sind, nämlich kurz gestielte schildartige Blätter, die nur rechts und links an dem schildartigen Theile eine Samenknospe tragen (Fig. 459). Das Makrosporangium (Samenknospe) ist immer gerade und besteht aus einem massiven Nucellus und einem einzigen, dicken, von zahlreichen Gefäßbündeln durchzogenen Integument, welches eine enge röhrenförmige Mikropyle bildet. Von den im Grunde der Samenknospe liegenden sporogenen Zellen gelangt nur eine zur

Weiterentwickelung: sie vergrößert sich und theilt sich noch in drei Zellen, von denen gewöhnlich die unterste, die oberen verdrängend, zur Makrospore (Embryosack) wird. Letztere bekommt hier sogar eine cuticularisirte Membran, wie die gleichnamige Zelle der Gefäßkryptogamen. Seiner Entstehung nach ist nach TREUB das Makrosporangium etwa dem von Ophioglossum zu vergleichen; denn der Anfang des sporogenen Zellcomplexes ist dem Gewebe eines Seitenlappens des Fruchtblattes eingesenkt, noch ehe eine äußere Differenzirung des Makrosporangiums vorhanden ist. Die heranwachsende Makrospore verdrängt die umgebenden Zellen des Nucellus und erfüllt sich mit dem Gewebe des Prothalliums, das unter dem Scheitel der Makrospore Archegonien erzeugt.

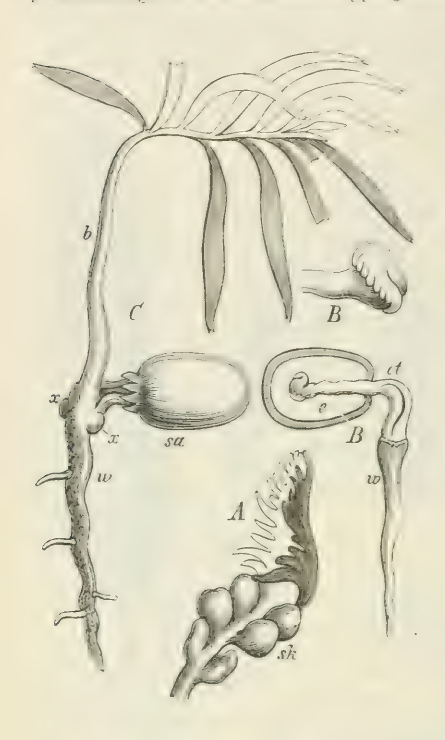


Fig. 460. Keimung von Zamia spiralis, verkleinert. *B* beginnende Keimung, *ct* die Cotyledonen, oberhalb ihrer verlängerten Basis verwachsen, einer von beiden an der Spitze mit Andeutung einer gefiederten Blattfläche (*b'*). — *C* Keimpflanze, 6 Monate alt; *sa* Samen, *ct* Cotyledonen. *w* Hauptwurzel, *b* das erste gefiederte Blatt, *xx* Anlagen der später aufwärts wachsenden Seitenwurzeln. Nach SCHACHT.

Die Bestäubung scheint durch den Wind vermittelt zu werden. Die Pollenkörner bleiben in einer von der Mikropyle ausgeschiedenen Flüssigkeit hängen. Von dort gelangt der Pollen in die sogenannte Pollenkammer, d. i. eine unter der Mikropyle liegende Höhlung, welche durch Resorption einer Gewebepartie des Nucellus entsteht. Jedes Archegonium hat nach TREUB bei Cycas circinalis eine Centralzelle, zwei Halszellen, aber keine Bauchkanalzelle; jedes entwickelt einen Embryoträger, wie bei Selaginella; diese sind noch im reifen Samen als Knäuel langer Fäden nachweisbar. Von den Embryoanlagen entwickelt sich nur eine. Der Embryo von Ceratozamia hat nur einen, der von Cycas und Zamia zwei aneinander liegende und gegen die Spitze hin verwachsene Cotyledonen. Samenschale steinbeerartig, mit weicher Außen- und harter Innenschicht. Bei der Keimung (Fig. 460) verbleiben die Cotyledonen im Endosperm, um dort die Nahrung aufzusaugen; aber durch Verlängerung der Basaltheile der Cotyledonen, werden die dazwischenliegende Keimknospe (Plumula) sowie die Hauptwurzel aus dem Samen hinausgeschoben.

83 Arten in der tropischen und subtropischen Zone. Zahlreiche vorweltliche Arten von der oberen Steinkohlenformation bis zum Anfang der Juraformation. — Cycas, Dioon, Encephalartos, Zamia, Macrozamia, Ceratozamia.

Literatur. MIQUEL, Monographia Cycadearum 1842. — KARSTEN, Organographische Betracht. über Zamia muricata. Berlin 1857. — MOHL, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 195. — METTENIUS, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen. Abhandl. der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1861. — KRAUS, Bau der Cycadeenfiedern. PRINGSHEIM's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. IV. — DE BARY, Botan. Zeitg. 1870. pag. 574. — JURANYI, Bau und Entwickelung des Pollens bei Ceratozamia. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wissensch. Botanik. VIII. pag. 328. — Neuere Beiträge zur Kenntniss der Pollenkörner etc. Abhandl. d. ungar. Ak. d. Wiss. 1882. — BRAUN, Gymnospermie der Cycadeen. Monatsber. d. Berliner Akad. 1875. — WARMING, Kgl. Danske Videnskabes Selsk. obersigter 1877 und overs. over d. Kgl. D. Vidensk. Selsk.

Forh. 1879. — Treub, Recherches sur les Cycadées. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg II. 1881 und IV. 1884. — Dingler, Scheitelwachsthum des Gymnospermenstammes. München 1882.

§ 153. 2. Klasse. **Cordaitaceae.** Stamm verzweigt; Laubblätter groß, linealisch bis spatelförmig, an der Spitze der Aeste zusammengedrängt. Geschlechtsorgane in eiförmigen Aehrchen, welche unter zahlreichen spiralig angeordneten Hochblättern versteckt die Geschlechtsorgane tragen.

Ausschließlich fossile Bäume ohne Gefäße im secundären Holze. Androeceum gestielt, mit je drei bis vier cylindrischen, nur aus dem Pollensack bestehenden Staubblättern. Gynäceum eine Sammenknospe mit zwei Integumenten auf einem fadenförmigen Träger in der Axel eines Deckblattes, deren mehrere zu einem Aehrchen vereint sind. Vom Silur und Devon bis in die permische Formation. — Cordaïtes.

§ 154. 3. Klasse. **Coniferae, Zapfenbäume, Nadelbäume.** Stamm verzweigt. Laubblätter klein, meist unverzweigt, linealisch oder lanzettlich. Monöcische oder diöcische Pflanzen. Staubblätter mit geringer Anzahl Mikrosporangien, zu mehreren oder vielen an einer Axe. Samenknospen einzeln oder zu wenigen auf einer Axe oder auf der Oberseite oder in der Axel schuppenförmiger Fruchtblätter, die in Mehrzahl einen zapfenartigen Stand bilden. Embryo mit 2—15 nicht verwachsenen Cotyledonen.

Vegetationsorgane. Holzpflanzen von meist baumartigem Habitus, aus deren Keimaxe ein am Gipfel unbegrenzt fortwachsender und durch einen Cambiumring secundär in die Dicke wachsender, daher schlank kegelförmiger Hauptstamm hervorgeht. Verzweigung axillär, doch nicht aus allen Blattaxeln, sondern vorwiegend in Scheinquirlen, indem nur die letzten Blattaxeln eines jeden Jahrestriebes Zweige bilden. Die Verzweigung des Stammes besteht daher oft regelmäßig aus übereinanderstehenden, um je ein Jahr jüngeren Quirlästen (so bei Pinus, Abies, Araucaria, Phyllocladus etc.); doch werden oft noch kleinere Zweige zwischen hineingebildet. Die Seitenaxen pflegen sich meist in ähnlicher Weise weiter zu verzweigen; doch haben sie oft die Neigung zu bilateraler Verzweigung, d. h. nur aus der rechten und linken Seite in der Horizontalebene stehende Zweige zu bilden.

Blätter meist spiralig, bei den Cupressineen quirlig, meist über den ganzen Spross vertheilt, an ziemlich kurz bleibenden Internodien. Es findet mehr oder minder deutlich ein periodischer Wechsel von Laubblatt- und Niederblattbildung statt; die Niederblätter stellen reducirte Laubblätter, oft von der Form trockener brauner Knospenschuppen dar, mit denen jeder neue Jahrestrieb des Hauptsprosses und jede Seitenaxe beginnt. Während meist die gewöhnlichen Langtriebe die Laubblätter direct tragen, erzeugen bei den echten Kiefern die dauernden verholzenden Langtriebe nur häutige, nicht grüne schuppenförmige Blätter, aus deren Axeln erst die Laubsprosse entspringen in der Form von Kurztrieben, die mit zwei oder mehreren Laubblättern Nadelbüschel abschließen und später absterben; nur die Keimpflanzen der Kiefern besitzen auch an der Hauptaxe Laubblätter, nämlich einfache Nadeln, sehr bald aber tritt das eben erwähnte Verhältniss ein. Bei Larix, Cedrus, Gingko entspringen aus vielen Laubblattaxeln Knospen, von denen einzelne zu Langtrieben, andere aber zu Kurztrieben werden, die jährlich eine neue Blattrosette ohne Seitenknospen bilden. Die Laubblätter der Coniferen sind nur bei Gingko breit blattartig, eine gestielte keilförmige Lamina darstellend. Bei den meisten sind sie klein, einfach, prismatisch kantig oder linealisch, sogenannte Nadeln. Aber auch diese sind mehr oder weniger dorsiventral gebaut und dementsprechend transversal heliotropisch (I., S. 482), die-

jenigen, bei welchem dies am ausgeprägtesten der Fall ist, stellen sich daher an den horizontalen Zweigen rechts und links in zwei kammförmige Reihen (Abies, Taxus). Bei vielen Cupressineen tritt die Blattbildung noch weiter zurück, indem Blätter und Spross wenig differenzirt sind; die Blattbasen bedecken die Oberfläche des Sprosses ganz, sie mit einer grünen Rinde bekleidend, auf welcher die freien Theile der Blätter nur als kurze Spitzen oder Höcker hervorspringen (Thuja, Cupressus, Libocedrus etc.); ja bei Phyllocladus sind Kurztriebe vorhanden, welche flache blattähnliche Sprosse (Phyllocladien) darstellen. Solche mehr oder weniger blattähnliche Sprosse sind dann auch meist ausgeprägt bilateral (S. 18). Es kommt auch vor, zumal bei den Cupressineen, dass die Laubblätter der Keimaxe anders geformt sind, als die später auftretenden, nämlich lang nadelförmig und frei abstehend, während die ältere Pflanze die eben beschriebenen der Zweigaxe dicht anliegenden Blätter bildet; doch treten nicht selten diese Jugendblätter auch an einzelnen Zweigen erwachsener Pflanzen wieder auf. Die Laubblätter der meisten Coniferen sind von mehrjähriger Dauer (der Baum immergrün); bei Larix und Gingko fallen die Blätter allein, bei Taxodium distichum sammt ihren Tragaxen im Herbste ab.

Die Gewebebildung zeigt mit derjenigen der Dikotylen im Wesentlichen Uebereinstimmung. Der Stamm besitzt einen Kreis von Blattspuren, der sich frühzeitig durch einen Cambiumring schließt und einen kräftigen Holzcylinder bildet. Der Holztheil besteht aus Tracheïden, deren innerste ring- und spiralfaserig sind, worauf leiter- und netzförmig verdickte folgen. Das secundäre Holz, unter deutlicher Jahresringbildung in die Dicke wachsend, enthält nur einerlei Tracheïden mit gehöften Tüpfeln auf der den Markstrahlen zugekehrten Seite (I., S. 75). In jedes Blatt tritt eine Blattspur ein, die sich daselbst meist in zwei im Blatte nebeneinander hinlaufende Hälften spaltet, die von einem Transfusionsgewebe (I., S. 192) begleitet sind. In den breiteren blattförmigen Blättern, besonders bei Gingko, verzweigen sich die Stränge wiederholt dichotomisch, ohne netzförmig zu anastomosiren. In den Blättern, sowie in der Rinde des Stammes, bei einigen auch im Holze finden sich Oel- oder Harzgänge (I., S. 217), meist der Längsrichtung der Organe folgend, bei vielen Cupressineen als rundliche Oeldrüsen; bei Taxus fehlen sie. Blätter mit dicker Cuticula, kräftig entwickelter Hypodermaschicht und eingesenkten, aus zwei Schließzellen bestehenden Spaltöffnungen in Längsreihen.

Geschlechtsorgane. Die Stände der fertilen Blätter befinden sich niemals terminal am Hauptstamm, sondern an den Laubsprossen der letzten Ordnungen, entweder terminal auf kleinen kurzen Laubsprossen (Thuja) oder gewöhnlich in den Axeln einzelner Laubblätter. Bei Pinus treten die männlichen an Stelle von zahlreichen kleinen Nadelbüscheln in den Axeln der Niederblätter fortwachsender Langtriebe auf, die weiblichen meist einzeln oder zu wenigen an Stelle einer der den Scheinquirl an der Spitze der Zweige bildenden Langtriebe. Die fertilen Blätter sind meist in großer Zahl quirlig oder spiralig an einer Axe angeordnet, einen kätzchen- oder zapfenartigen Stand bildend, der am Grunde meist niederblattartige Schuppen oder Laubblätter trägt; seltener ist die Zahl der Samenknospen an der fertilen Axe auf wenige (Gingko) oder eine einzige reducirt (Taxus). Die Stände der fertilen Blätter werden daher bei den Coniferen oft als Kätzchen (amentum) bezeichnet, wie man die Blüthenstände mancher Dicotylen nennt, wo dieser Ausdruck jedoch wirkliche Blüthenstände bedeutet, während es sich hier nur um Stände von Sporophyllen handelt.

Das Andröceum bildet einen kleinen kätzchenförmigen Stand von Sporophyllen, welche zarter und anders gefärbt als die Laubblätter sind; sie besitzen einen dünnen Stiel, der meist in eine blatt- oder schildartige Ausbreitung übergeht (Fig. 462, 464); doch fehlt bei Gingko die flächige Ausbreitung ganz (Fig. 461). Mikrosporangien (Pollensäcke) auf der Unterseite der Staubblätter, unter sich nicht verwachsen, bei Taxus zu je drei bis acht (Fig. 462), bei den meisten Cupressineen zu je drei (Fig. 463), bei Abies, Pinus etc. zu je zwei neben einander (Fig. 464), mit Längsriss aufspringend, meist mit dicker, mehrschichtiger Wand, indem sie dem Gewebe des Sporophylls mehr oder weniger eingesenkt sind. Sie entstehen wie bei

den Lycopodien aus einem Archespor, welches durch Theilung das sporogene Gewebe erzeugt, das von Tapetenzellen umgeben ist. Die **Mikrosporen** (**Pollenkörner**) entstehen durch Viertheilung der Mutterzellen. Vor dem Verstäuben der Pollenkörner findet im Innern derselben rudimentäre Prothalliumbildung statt in ähnlicher Weise wie bei den Cycadaceen, indem der Inhalt durch eine Theilungswand in eine große und eine kleine Zelle zerlegt wird, welch letztere sich nicht weiter verändert.

Das **Gynäceum** ist am einfachsten bei Taxus und den verwandten Gattungen, wo eine einzige Samenknospe den Abschluss einer kleinen, mit Niederblättern besetzten Axe in der Axel eines Laubblattes bildet (Fig. 462 *D*). Bei Gingko stehen die Samenknospen meist zu zwei aufrecht an der Spitze eines eigenthümlichen schmal keilförmigen Zweiges, den man wohl auch als Fruchtblatt auffasst (Fig. 461), zumal da bei den nächst verwandten Podocarpeen schon deutlicher blattförmige Schuppen die Träger der Samenknospen sind. Bei den übrigen Coniferen finden sich ausgeprägt blattförmige Schuppen, welche in Mehrzahl an einer gemeinschaftlichen Axe



Fig. 461. Gingko biloba. *A* ein seitlicher kurzer Laubspross mit ♀ Blüthen, an deren nackten Axen die Samenknospen *sk* sitzen. *B* eine ♂ Blüthe. *C* ein Theil derselben vergrößert; *a* Pollensäcke. *D* Längsschnitt einer Samenknospe von *A*, vergrößert. *E* reifer Samen neben einem abortirten auf der Blüthenaxe. *A*, *B*, *C* und *E* in natürlicher Größe. Nach SACHS.

einen kätzchen- oder zapfenartigen Stand bilden, der auch hier gewöhnlich als **Zapfen** (conus) bezeichnet wird. Diese **Zapfenschuppen** tragen bei den Cupressineen auf einer kleinen in ihrer Axel sitzenden Anschwellung eine bis mehrere Samenknospen (Fig. 463 und 465). Auch bei den Araucarieen haben wir solche einfache Schuppen, die aber auf ihrer Ober- oder Innenseite mehr oder weniger weit über der Basis je eine Samenknospe tragen. Schon hier zeigt sich oberhalb der Samenknospe eine kleine Anschwellung oder Auswuchs auf der Innenseite der Schuppe. Bei den Taxodineen und vollends bei den Abietineen gewinnt dieser Auswuchs eine viel bedeutendere Entwickelung, indem er späterhin und besonders bei der Reife der Zapfen die Schuppe, aus der er entspringt, an Größe bedeutend überragen kann und die Form eines breiten, im Ganzen wiederum schuppenförmigen Körpers annimmt. Man bezeichnet diesen Auswuchs hier als **Samen- oder Fruchtschuppe**, die ursprünglich ihn anscheinend in ihrer Axel erzeugende Schuppe als **Deckschuppe**. Bei diesen Coniferen sind also die Zapfenschuppen in Frucht- und Deckschuppen gegliedert, und da die Samenknospen auch hier an der Innenseite meist nahe der Basis auftreten, so erscheint hier die Fruchtschuppe als der directe

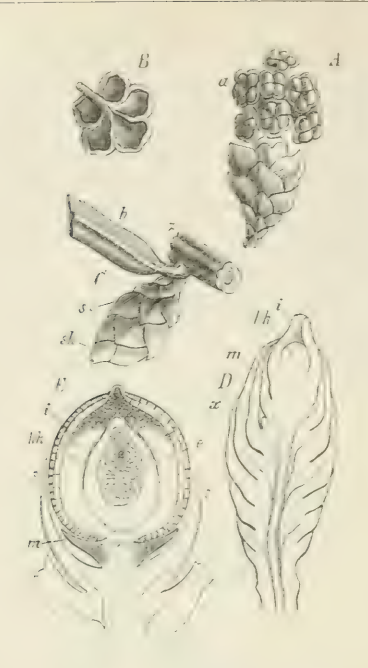


Fig. 462. Taxus baccata. *A* ♂ Blüthe, vergrößert, bei *a* die Pollensäcke. *B* Staubblatt von unten mit geöffneten Pollensäcken. *C* Stück eines Laubsprosses *z* mit Laubblatt *b*, aus dessen Axel die ♀ Blüthe entspringt; *s* deren Schuppenhülle, *sk* die terminale Samenknospe. *D* Längsschnitt derselben, vergrößert; *i* Integument, *kk* der Kern der Samenknospe, bei *x* eine rudimentäre axilläre Samenknospe. *E* Längsschnitt durch eine weiter entwickelte Samensknospe vor der Befruchtung; *i* Integument, *kk* Knospenkern, *e* Endosperm, *m* der später sich vergrößernde Arillus, *s* Hüllblätter. Nach SACHS.

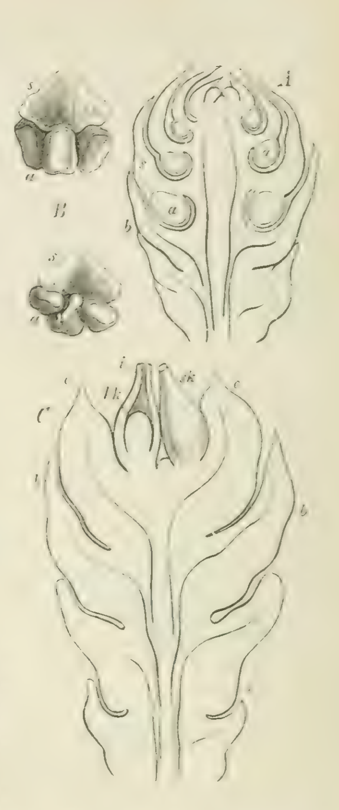


Fig. 463. Juniperus communis. *A* Längsschnitt der ♂ Blüthe. *B* ein Staubblatt von vorn und außen (obere Figur) und eines von innen und hinten (untere Figur) gesehen. *C* Längsschnitt der ♀ Blüthe. — *a* Pollensäcke, *s* schildförmige Lamina des Staubblattes, *b* untere Blätter der Blüthenaxe, *c* Fruchtblätter, *sk* Samenknospe, *kk* Knospenkern, *i* Integument. *A* und *C* etwa 12fach vergrößert. Nach SACHS.



Fig. 464. Abies pectinata. *A* eine ♂ Blüthe, *b* zarte Knospenschuppen, *a* Staubblätter. Nach SACHS. — *B* ein Pollenkorn, *e* Exine, welche die beiden großen blasenförmigen Auftreibungen (Luftsäcke) *b b* bildet. *q*—*y* der rudimentäre Vorkeim. Nach SCHACHT.

Träger der Samenknospen (Fig. 466). Indessen zeigt doch auch hier die Entwickelungsgeschichte, dass die Deckschuppe zuerst vorhanden ist und dass die samentragende Schuppe als eine Protuberanz der Deckschuppe selbst an deren Basis auftritt (Fig. 466 *A*), und erst später durch Wachsthum die Deckschuppe überflügelt. Die frühere Anschauung, wonach bei den Abietineen die Samenschuppen axilläre Producte der Deckschuppen sind, ist also unzutreffend, wir haben es mit einer schon bei den Araucarieen in schwachen Anfängen beginnenden Excrescenz der ursprünglich einfachen Schuppe zu thun, einer Excrescenz, die bald auf der Fläche der Schuppe, bald so tief an derselben entsteht, dass sie wie ein axilläres Gebilde derselben erscheint, und es ist nur noch die Streitfrage, welchen morphologischen Charakter man der Samenschuppe beizulegen hat. Strasburger betrachtete sie als ein Axengebilde, als einen plattgedrückten Zweig, der zwei Samenknospen trägt; bei den Cupressineen und Araucarieen nahm er eine mehr oder minder vollständige Verwachsung der seiner Ansicht nach auch hier vorhandenen Samenschuppe mit der Deckschuppe an. Nach der Eichler'schen und Goebel'schen Ansicht ist die Samenschuppe nur eine placentare Wucherung der Deckschuppe, gleichgültig ob sie aus der Innenfläche oder aus der Axel der letzteren entspringt, und die

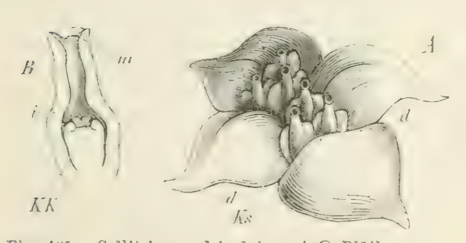


Fig. 465. Callitris quadrivalvis. *A* ♀ Blüthe, vergrößert; *dd* zwei Paar decussirter Fruchtblätter, in deren Axeln sechs Samenknospen *Ks*. — *B* eine Samenknospe, senkrecht auf ihre breitere Seite längs durchschnitten; *KK* Knospenkern, *i* röhrenförmig verlängertes Integument mit der Mikropyle *m*. Nach Sachs.

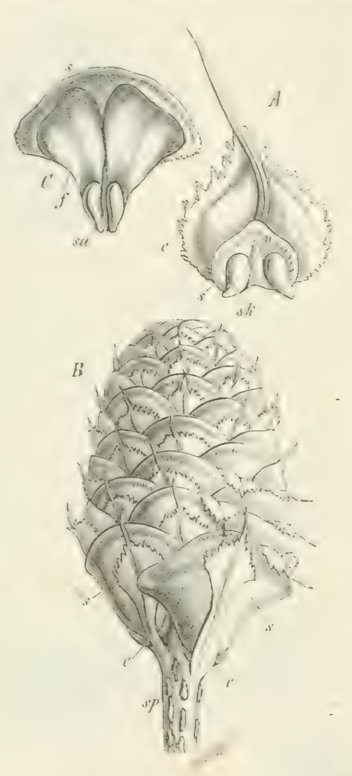


Fig. 466. Abies pectinata. *A* ein von der Spindel des Zapfens abgelöstes Blatt, von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an welcher die Samenknospen *sk*, vergrößert. — *B* oberer Theil des ♀ Zapfens im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Axe), *c* Blätter derselben, *s* die stark gewachsenen samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *sa* und ihren Flügeln *f*. Nach Schacht.

Zapfenschuppe ist überall, auch da, wo sie die Samenschuppe trägt, als das eigentliche Fruchtblatt oder Carpell zu betrachten. Auch an den Staubblättern vieler Cupressineen findet sich nach Goebel eine ähnliche Wucherung, welche hier die Mikrosporangien deckt und welche jener auf den Fruchtblättern der Coniferen zu vergleichen ist. Alle diese Wucherungen wurden an das Indusium der Farnsporangien erinnern.

Das Makrosporangium (die Samenknospe) lässt nach Strasburger anfangs eine das Archespor vorstellende Zelle unterscheiden, die stets dem Gewebe des

Nucellus eingesenkt ist, aus ihr geht durch Theilung ein mehr oder minder zellenreiches sporogenes Gewebe hervor Fig. 467). Die Zellen dieses Complexes bleiben bis auf eine, aus welcher direct, ohne vorherige Viertheilung, die Makrospore (Embryosack) hervorgeht, steril und werden von der heranwachsenden Makrospore verdrängt. Das Prothallium (Endosperm) bildet sich auch hier völlig innerhalb der Makrospore, indem durch wiederholte Theilung des Kernes der letzteren eine Anzahl freier Kerne entstehen, die sich zu Zellen ausbilden, welche endlich an einander schließen und durch Zelltheilung das die Makrospore erfüllende parenchymatische Endosperm liefern. Aus einzelnen Oberflächenzellen desselben am Scheitel der Makrospore entstehen die Archegonien (früher Corpuscula genannt), indem dieselben stark anschwellen, protoplasmareich werden und sich dann in eine obere kleine und untere größere Zelle theilen; diese wird zur Centralzelle des Archegoniums, aus jenen geht der Halstheil des Archegoniums hervor.

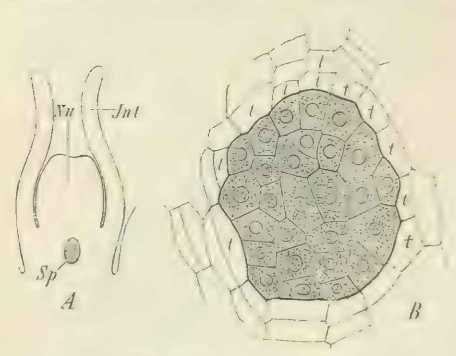


Fig. 467. Callitris quadrivalvis. Längsschnitt durch die Samenknospe, *A* schwach, *B* stark vergrößert; *Int* Integument, *Nu* Knospenkern, *Sp* der sporogene Zellcomplex, welcher in *B* stärker vergrößert ist; eine dieser Zellen wird später zum Embryosack (Makrospore), die andern sind steril; *t* Tapetenzellen. Nach GOEBEL.

Dieser bleibt selten einzellig, meist theilt sich die ursprüngliche Halszelle in mehrere Zellen, die entweder nur in einer Fläche liegen oder mehrere über einander stehende Etagen darstellen und von oben gesehen als vier- oder achttheilige Rosette erscheinen. Ein kleiner Theil des Inhaltes der Centralzelle sondert sich unter dem Halstheil von dem übrigen Theil der Eizelle ab und stellt eine Bauchkanalzelle dar. Die weiblichen Organe stimmen also hier noch auf das Genaueste mit denjenigen der höheren Archegoniaten überein. Solche Archegonien finden sich im Scheitel des Embryosackes bei Taxus 5—8, bei den Cupressineen 5—15, bei den Abietineen 3—5; sie sind durch eine oder mehrere Zellschichten von einander getrennt (Fig. 469, S. 249), bei den Cupressineen dagegen berühren sie sich seitlich (Fig. 470, S. 250). Durch fortdauerndes Wachsthum des Prothalliums bilden sich über den Archegonien trichterartige Einbuchtungen, welche direct auf die Archegoniumhälse führen.

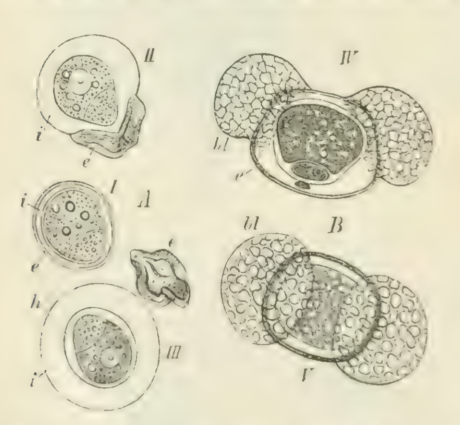


Fig. 468. *A* Pollen von Thuja orientalis vor dem Verstäuben; *I* frisch, *II*, *III* in Wasser liegend, wo die Exine *e* durch Quellung der Intine *i* abgestreift wird. — *B* Pollen von Pinus Pinaster vor dem Verstäuben; *e* Exine mit den blasigen Auftreibungen *bl*. 500fach vergrößert. Nach SACHS.

Die Bestäubung geschieht durch den Wind. Daher werden bei den Coniferen die Pollenkörner in außerordentlich großer Zahl erzeugt. Die Leichtigkeit und Flugfähigkeit der Pollenkörner wird bei Pinus und Podocarpus noch durch blasige hohle Auftreibungen der Exine begünstigt (Fig. 468). Zur Zeit der Bestäubung wird der Mikropylenkanal von einer Flüssigkeit erfüllt, die als Tropfen hervortritt, in welchem anliegende Pollenkörner festgehalten werden. Diese werden dann durch das

Eintrocknen der Flüssigkeit bis auf den Nucellus herabgezogen, wo sie ihre Pollenschläuche in das gelockerte Gewebe desselben eintreiben. Zur Zeit der Bestäubung sind aber die Archegonien noch nicht angelegt. Wenn der Pollenschlauch eine kurze Strecke in das Gewebe des Nucellus hineingewachsen ist, folgt für ihn eine Ruhezeit, bis die Ausbildung der Archegonien vollendet ist, wo er dann wieder zu wachsen beginnt, um die letzteren zu erreichen. Dies dauert bei Gingko biloba bis zum Oktober und die Befruchtung erfolgt hier erst in dem bereits abgefallenen reifen Samen Bei den übrigen Coniferen mit einjähriger Samenreife dauert diese Zeit einige Wochen bis Monate, bei denjenigen mit zweijähriger, wie bei den Pinus-Arten und Juniperus communis, bis zum Juni des nächsten Jahres. Die Pollenschläuche, von denen jeder nur ein Archegonium befruchtet, und bei den Cupressineen einer für die ganze Gruppe von Archegonien genügt, legen sich breit auf die Halstheile derselben auf, worauf von ihnen kurze Ausstülpungen in die einzelnen Archegonien hineinwachsen, die Halszellen auseinander drängend und zerstörend, um endlich bis an die Eizelle zu gelangen, wo der Schlauch an seiner Spitze eine tüpfelartig verdünnte Stelle zeigt, die wahrscheinlich den Uebertritt der befruchtenden Substanz erleichtert. Nach STRASBURGER entsteht der Pollenschlauch aus der großen Zelle des Pollenkornes, die kleinen bilden den vegetativen Vorkeim; der Kern dieser Zelle wandert in die Pollenschlauchspitze und theilt sich dort, worauf um jeden der neuen Kerne Protoplasma sich sammelt. Die untere dieser Primordialzellen erzeugt nun durch ein- oder zweimalige Theilung kleine Kerne, welche sich in einer Ebene ausbreitend das untere Ende des Pollenschlauches einnehmen. Die Kanalzellen werden desorganisirt und während der Befruchtung schwinden die kleinen Pollenschlauchkerne über den Archegonien; ihre Substanz muss in irgend einer Form in die letzteren übertreten. STRASBURGER sieht dafür einen sphärischen Ballen an, den er in den Eizellen der Archegonien vor dem Pollenschlauchende beobachtete und als Spermakern bezeichnete; derselbe bewegt sich gegen den Kern der Eizelle und verschmilzt mit demselben. Der aus dieser Verschmelzung hervorgegangene neue, Keimkern genannte Kern wandert nun in den dem Hals gegenüber liegenden Theil der Eizelle. Der den Keimkern enthaltende untere kleinere Theil der letzteren grenzt sich durch

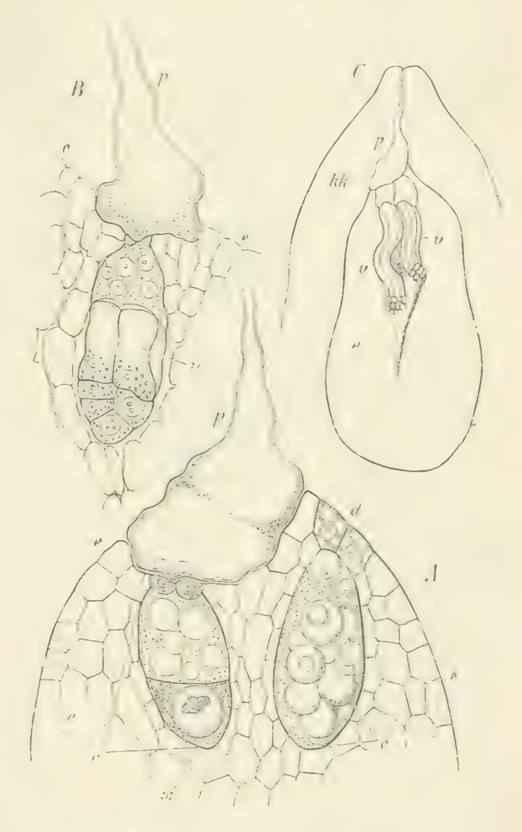


Fig. 469. Taxus canadensis. *A* Längsschnitt durch das obere Ende des Endosperms *ee* und das untere Ende des Pollenschlauches *p*; *cc* Corpuscula, *d* Deck- oder Halszellen derselben; das Corpusculum links ist befruchtet. 300fach vergrößert. — *B* ein etwas späterer Zustand eines befruchteten Corpusculum, *v* dessen Vorkeim. — *C* Längsschnitt eines Knospenkerns *kk*, noch etwas später, *e* Endosperm, *p* Pollenschlauch, *vv* zwei Vorkeime aus zwei Corpusculis hervorgegangen, 50fach vergrößert. Nach HOFMEISTER.

eine Scheidewand gegen den oberen größeren Theil ab. Aus dieser unteren Zelle entsteht durch weitere Theilung der Vorkeim; allen Coniferen ist es gemeinsam, dass gewisse Zellen des Vorkeimes durch sehr beträchtliche Streckung die an ihrem Scheitel sitzende Embryoanlage aus der Eizelle des Archegoniums hinaus- und in das Prothallium hineinschieben, wo dann die weitere Entwickelung des Embryo vor sich geht (Fig. 469, 470). Bei den Cupressineen besteht der Vorkeim anfangs aus drei über einander liegenden Zellen, von denen entweder (Thuja) nur die beiden oberen durch gekreuzte Längswände in je vier Zellen zerfallen, welche die untere ungetheilt bleibende und zur Scheitelzelle der Embryoanlage werdende Zelle in das Prothallium hineinschieben; oder (Juniperus) es theilt sich auch die untere Zelle in vier Zellen, deren jede eine Embryoanlage bildet, doch entwickelt sich nur eine derselben zum Keim. Bei den Abietineen werden aus dem in den Grund der Eizelle gewanderten Keimkern durch Theilung erst zwei, dann vier Kerne, aus denen sich vier neben einander liegende Zellen bilden; diese theilen sich durch Querwände in drei über einander liegende Etagen: die vier Zellen der oberen Etage bleiben kurz und im Archegonium stecken, die der zweiten wachsen zu langen vielfach gebogenen Schläuchen aus, die der untersten werden in das Endosperm hinausgeschoben und theilen sich noch wiederholt; endlich trennen sich die vier Zellreihen des Vorkeimes und jede trägt am Ende eine Reihe kleiner Zellen, welche je eine Embryoanlage erzeugt. Bei Taxus sind es die oberen Zellen der Etage, welche sich als Vorkeimschläuche strecken, von den Zellen der unteren Etage bildet schließlich aber nur eine eine Embryoanlage. Eigenartig ist die Embryoanlage bei Gingko, indem hier der Kern der Eizelle sich successiv in eine größere Anzahl von frei im Protoplasma vertheilten Kernen theilt, dann werden zwischen den letzteren Zellwände gebildet, und das ganze Ei ist nun mit einem Zellkörper erfüllt, welcher einen einzigen Embryo darstellt und an welchem auch ein eigentlicher Embryoträger nicht zur Ausbildung kommt. Da also bei den Coniferen aus einer Eizelle mehrere Embryonen hervor-

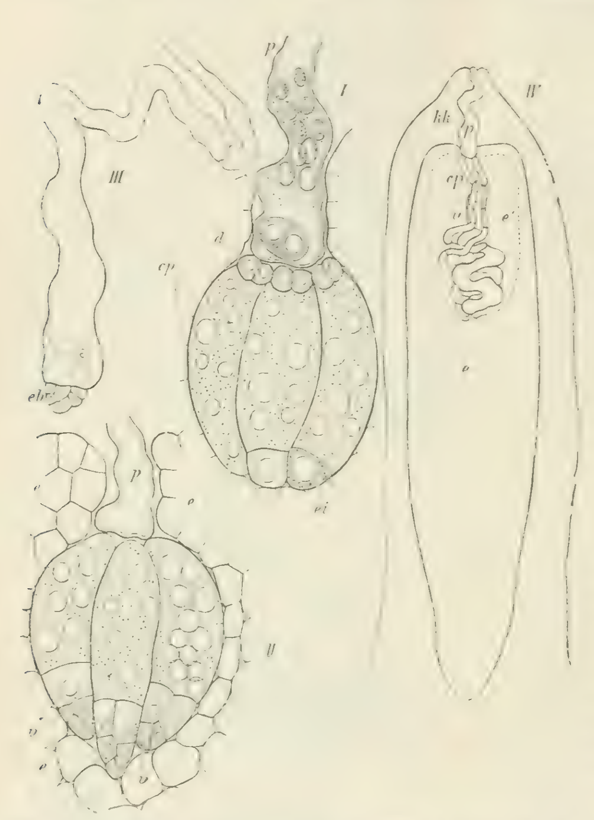


Fig. 470. Juniperus communis. *I* Drei Corpuscula dicht neben einander (*cp*), bei zweien ist die befruchtete Eizelle *ei* dem untern Ende eingelagert; *d* Deckzellen, *p* Pollenschlauch. 300fach vergrößert; *II* ein etwas späterer Zustand, *ei* die Vorkeime, *e* Endosperm, *p* Pollenschlauch. *III* unteres Ende einer der Längsreihen von Zellen eines Vorkeims mit der Embryoanlage *eb*. *IV* Längsschnitt des Knospenkerns *kk*; *e* Endosperm, *e'* aufgelockerte Region des Endosperms, *p* Pollenschlauch, *cp* Corpuscula, *v* Vorkeime. 50fach vergrößert. Nach HOFMEISTER.

gehen können und außerdem auch oft mehrere Archegonien gleichzeitig befruchtet werden, so ist die Polyembryonie hier typisch, jedoch nur der Anlage nach, da gewöhnlich nur eine der Embryoanlagen zu einem Keim sich entwickelt.

Während der Reifung der Samen erfahren auch die die Samenknospen tragenden Axen und Carpelle weiteres Wachsthum und Veränderungen ihrer Consistenz. Bei Taxus und Podocarpus wird der Samen von einer becherförmigen Wucherung der Axe umwachsen, welche später roth und saftig wird und nach Analogie ähnlicher Bildungen bei Angiospermen als Samenmantel (arillus) zu bezeichnen ist. Wo Zapfenschuppen vorhanden sind, erleiden diese, eventuell die Samenschuppen sehr auffallende Veränderungen, wodurch das Gynäceum zum Fruchtzapfen oder Zapfen schlechthin sich ausbildet; nachdem sie und die Tragaxe sich bedeutend vergrößert haben, verholzen sie meist, seltener werden sie beerenartig weich, wie bei Juniperus, wo sie zur blauen Wachholderbeere werden. Bei den meisten Cupressineen schließen die Ränder der Schuppen des reifen Zapfens seitlich dicht aneinander (klappig), bei den übrigen legen sie sich mit frei bleibenden Rändern dachziegelartig über einander (dachig). In beiden Fällen wird der reifende Samen durch die Schuppen fest und eng eingeschlossen, er reift im Innern dieses fruchtartigen Gebildes. Aber bei der Reife schlagen sich die Schuppen aus einander oder fallen ab (wie bei Abies pectinata), wodurch die Aussaat der Samen vermittelt wird.

Die Samen besitzen eine holzige, harte Schale. Bisweilen sind sie durch seitliche Auswüchse des Integumentes geflügelt (Dammara, Callitris, Frenella). Die Samenflügel von Pinus und Abies dagegen entstehen durch Ablösung einer dünnen Gewebeplatte von der Samenschuppe, die sich im Zusammenhange mit dem reifen Samen von dieser trennt. Bei Gingko nimmt eine äußere Gewebeschicht der Samenschale weiche saftige Beschaffenheit an. Das Endosperm, welches während der Ausbildung des Embryo noch kräftig fortwächst und schließlich das Gewebe des Knospenkerns verdrängt, erfüllt sich mit Fett und Eiweißstoffen, die als Reservenährstoffe im Samen verbleiben. Der Embryo liegt gerade gestreckt in der centralen Höhlung des Endosperms; er besitzt zum Unterschied von dem der Gefäßkryptogamen eine Hauptwurzel, denn die Axe des Embryo geht nach hinten continuirlich in eine solche über. Die Anlage der Wurzel wird durch tangentiale Theilungen einer halbkugelig angeordneten Lage von Zellen eingeleitet, so dass die Wurzelanlage gegen den Embryoträger hin von zahlreichen Zellschichten bedeckt ist. Die Wurzel ist also der Mikropyle zugekehrt. Das andere Ende der Keimaxe trägt zwei oder mehr in einem Quirl stehende Cotyledonarblätter. Beim Keimen wächst die Hauptwurzel aus der Samenschale hervor und erzeugt bald darauf monopodial angeordnete Seitenwurzeln, während die Cotyledonen erst, nachdem sie das Endosperm ausgesogen haben, sich aus dem Samen befreien, um dann als erste grüne Laubblätter zu fungiren.

1. Familie. Taxaceae. Zapfenbildung fehlend oder unvollkommen. Samenknospen einzeln oder zu wenigen. Samen meist mit Arillus. Embryo mit zwei Cotyledonen. Diöcische Pflanzen. — Ungefähr 70 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone, zahlreiche fossile vom Tertiär rückwärts bis in die Juraformation. 1. Unterfamilie Gingkoëae. Laubblätter blattförmig. Samenknospen aufrecht. Befruchtung im abgefallenen Samen. — Gingko. — 2. Unterfamilie Podocarpeae. Blätter nadelförmig. Samenknospen auf Fruchtblättern, umgewendet. — Podocarpus, Dacrydium. — 3. Unterfamilie Taxeae. Blätter nadelförmig oder Phyllocladien. Samenknospe aufrecht, terminal. — Taxus, Phyllocladus.

2. Familie. Araucariaceae. Zapfenbildung vollkommen; Samenknospen zwischen den Fruchtblättern versteckt. Embryo mit zwei oder mehr Cotyledonen. Vorwiegend monöcische Pflanzen. — Ungefähr 300 Arten meist in der gemäßigten Zone, zahlreiche fossile im Tertiär und rückwärts bis zur Juraformation.

1. Unterfamilie. Cupressineae. Samenknospen aufrecht, in der Axel der einfachen Fruchtblätter zu eins, zwei oder vielen (Fig. 463 u. 465, S. 246); Fruchtblätter quirlig, meist klappig, seltener dachig. Laubblätter meist gegen- oder quirlständig. — Callitris, Libocedrus, Thuja, Cupressus, Juniperus.

2. Unterfamilie. Araucarieae. Fruchtblätter einfach, in der Mitte mit einer umgewendeten Samenknospe (Mikropyle der Zapfenaxe zugekehrt), spiralig angeordnet. Laubblätter spiralig gestellt. — Araucaria.

3. Unterfamilie. Taxodieae. Fruchtblätter mehr oder weniger in Deck- und Samenschuppe differenzirt, spiralig angeordnet. Samenknospen zu 2—8 axelständig und aufrecht oder auf der Fläche der Samenschuppe und dann umgewendet. Laubblätter spiralig. — Sequoia, Cryptomeria, Taxodium.

4. Unterfamilie. Abietineae. Fruchtblätter spiralig gestellt, in Deck- und Samenschuppe differenzirt, letztere meist größer als die erstere, mit je zwei verkehrt stehenden Samenknospen (Mikropyle der Zapfenaxe zugekehrt, Fig. 466, S. 247). Laubblätter spiralig. — Larix, Cedrus, Pinus, Abies.

Literatur. R. Brown, Vermischte botanische Schriften. Nürnberg 1825—34. IV. pag. 15. — Mohl, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 55. — Schacht, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. II. pag. 142. — Eichler, Flora 1863. pag. 530. — Ueber die weiblichen Blüthen der Coniferen. Monatsber. d. Berliner Akad. November 1881. — Celakovsky, Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. Abhandl. d. K. Böhmischen Ges. d. Wiss. XI. 1882. — Die Gymnospermen. Prag 1890. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung etc. Leipzig 1851. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. I. pag. 167. — Pfitzer, Ueber den Embryo der Coniferen. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. 7. Aug. 1871. — Strasburger, Bestäubung der Gymnospermen. Jenaische Zeitschr. VI. — Die Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872. — Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879. — Dickson, Transactions of the botan. Soc. of Edinburgh 1861. — Prantl, Entwickelungsgeschichte der Sporangien. Botan. Zeitg. 1881. — Dingler, Scheitelwachsthum des Gymnospermenstammes. München 1882. — Juranyi, Neuere Beiträge zur Kenntniss der Pollenkörner der Cycadeen und Coniferen. Abhandl. d. ungar. Ak. d. Wiss. 1882.

§ 155. 4. Klasse. **Gnetaceae.** Stamm einfach oder verzweigt, mit Gefäßen im secundären Holze. Laubblätter gegenständig, unverzweigt. Die Stände der Sporophylle von blüthenhüllartigen Blättern umgeben und mit Deckblättern zu Blüthenständen vereinigt. Samenknospe aufrecht. Embryo mit zwei Cotyledonen.

Vegetationsorgane. Die Gattung Ephedra bildet Sträucher ohne Laubblätter mit dünnen langen, cylindrischen, grünrindigen Zweigen, an deren Gliederungen zwei gegenständige winzig kleine, in eine Scheide verwachsene Blätter sitzen. Gnetum trägt an den ebenfalls gegliederten Axen große gestielte grüne Laubblätter mit breiter Lamina, mit fiederiger Nervatur. Die merkwürdige, in Damaraland und Benguela heimische Welwitschia mirabilis hat einen kurzen, wenig aus der Erde ragenden, unten in die rübenartige Hauptwurzel übergehenden Stamm, der nur zwei ungeheuer große Laubblätter trägt.

Ephedra hat einen primären Gefäßbündelring, dessen Cambium einen secundären Holzkörper erzeugt, wie bei den Coniferen. Bei Gnetum entstehen in der Rinde später neue Meristemzonen, welche das Dickenwachsthum weiter fortsetzen, wie bei den Cycadaceen. Bei Ephedra erhält jedes Blatt zwei, bei Gnetum 4—5, bei Welwitschia zahlreiche Bündel. Im secundären Holze finden sich außer Tracheïden auch echte weite Gefäße mit schiefen Querwänden, die von mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind. Seitenwände der Tracheïden und Gefäße mit behöften Tüpfeln. Harzgänge fehlen.

Geschlechtsorgane. Die männlichen stellen 2—8 sitzende zweifächerige Antheren dar, von einem zweitheiligen oder röhrenförmigen Blattgebilde (Blüthenhülle oder Perigon) umgeben; weibliche aus einer Samenknospe mit einem oder zwei Integumenten bestehend, die ebenfalls von einem dreitheiligen oder flaschenförmigen Perigon umhüllt ist. Diese männlichen und weiblichen Blüthen sind auf zweierlei Blüthenstände vertheilt oder auch in einem vereinigt. Die großen dichotom verzweigten

Blüthenstände von Welwitschia tragen längliche Zapfen mit zahlreichen Schuppenblättern, in deren Axeln die einzelnen Blüthen sitzen. Die männlichen haben ein vierblättriges Perigon, sechs verwachsene Staubgefäße mit dreifächerigen Antheren und eine rudimentäre Samenknospe; die weiblichen ein schlauchförmiges Perigon und eine Samenknospe mit einem Integument. Die Integumente der Gnetaceen sind oft röhren- oder tellerförmig ausgewachsen. Im Pollenkorn wird eine kleine Zelle als rudimentärer Vorkeim abgegliedert. Das Prothallium der Makrospore von Ephedra bildet 3—5 Archegonien mit gestreckter Eizelle und sehr langem mehrzelligen Halstheil, dessen Basis eine Bauchkanalzelle unterscheiden lässt. Nach STRASBURGER theilt sich der Kern der befruchteten Eizelle erst in zwei, zuletzt in acht freie Kerne, die sich dann erst zu Zellen mit Zellmembran entwickeln. Jede dieser freien Keimzellen wächst aus der Seite des Archegoniums als ein Schlauch heraus, der an der Spitze eine Zelle abgrenzt, aus welcher je ein Embryo hervorgeht; doch gelangt von den letzteren nur einer zur weiteren Entwickelung. Sehr eigenartig ist die Befruchtung von Welwitschia: 20—30 einzellige Archegonien wachsen aus der Makrospore heraus, dringen in kanalartige Lücken des Nucellusgewebes und werden dort von den entgegenwachsenden Pollenschläuchen, die sich ihnen seitlich anlegen, befruchtet. Die Eizellen strecken sich dann schlauchförmig; nur eine bringt schließlich einen Embryo zu Stande. Am Ende des Schlauches wird eine Zelle als Embryoanlage abgegrenzt. Die hinteren Zellen der mehrzellig gewordenen Embryoanlage wachsen später ebenfalls zu Schläuchen aus; der Embryo hat also an seinem Wurzelende einen außerordentlich langen Träger, durch den er ins Prothallium hinab geschoben ist.

Bei der Reife werden Deckblätter oder Perigone verschiedentlich verändert, hart oder fleischig. Samen mit Endosperm; in der Axe desselben ein Embryo mit zwei Cotyledonen.

Etwa 35 Arten in der tropischen und wärmeren gemäßigten Zone.

Literatur. STRASBURGER, Die Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872. — EICHLER, Flora 1863. pag. 459, 463, 531. — BOWER, Ueber Welwitschia. Quart. journ. of microsc. science. 1881. pag. 15, 571. — The Germination and Embryology of Gnetum Gnemon. Quarterly Journ. of Microsc. Sc. XXII. 1882.

II. Unterabtheilung.

Angiospermae, Bedecktsamige (Metaspermae, spätere Samenpflanzen).

§ 156. Samenknospen von den meist vollständig geschlossenen Fruchtblättern (Fruchtknoten) bedeckt; die Mikrosporen (Pollenkörner) gelangen daher nicht auf den Nucellus, sondern auf die von den Fruchtblättern gebildete Narbe, wo sie keimen und von wo aus der Pollenschlauch getrieben wird, um zu der Samenknospe und zu der in derselben eingeschlossenen Makrospore (Embryosack) zu gelangen. In den Mikrosporen ist das Prothallium beschränkt auf eine bald verschwindende vegetative Zelle und die zum Pollenschlauche auswachsende Sexualzelle. Die Makrospore (Embryosack) hat vor der Befruchtung noch kein als Gewebe zusammenhängendes Prothallium (Endosperm); erst nach der Befruchtung bildet sich ein solches in Folge wiederholter Theilung und füllt die ganze Makrospore aus. Das Endosperm wird aber häufig von dem innerhalb des Samens sich entwickelnden Embryo schon resorbirt, in anderen Fällen dient es ebenso wie das aus dem Nucellus der Samenknospe hervorgehende Perisperm dem Embryo bei der Keimung als Nähr-

gewebe. Die Makrospore enthält auch keine Archegonien, sondern an deren Stelle meist drei nackte Zellen, von denen die eine die Eizelle darstellt.

1. Kapitel.

Vegetationsorgane.

§ 157. Bei den Angiospermen begegnen wir der größten Mannigfaltigkeit der Vegetationsorgane, was mit der sehr verschiedenartigen Lebensweise dieser Pflanzen zusammenhängt, denn die Angiospermen bilden ja den in der gegenwärtigen Schöpfungsperiode zur Vorherrschaft gelangten Theil der Pflanzenwelt und mussten sich also den verschiedensten klimatischen und standörtlichen Verhältnissen, welche unsere Erde jetzt darbietet, accommodiren.

I. Die Angiospermen treten in mehreren verschiedenen Vegetationsformen auf, welche hauptsächlich durch die Verschiedenheit der Lebensdauer der Pflanze und des Verhaltens der Sprossaxen bedingt werden. In die folgenden Kategorien, welche man in dieser Beziehung unterscheidet, lassen sich jedenfalls die meisten Angiospermen zwanglos einordnen.

1. Die über dem Erdboden am Lichte sich entwickelnden, die grünen Gewebe tragenden Sprosse, Obersprosse oder Anablasten, sind von nur einjähriger Dauer: Kräuter (herbae).

a) Die Lebensdauer der ganzen Pflanzen umfasst nur eine Vegetationsperiode (einen Sommer), in welcher einmaliges Blühen und Samenbilden stattfindet, worauf die ganze Pflanze abstirbt: einjährige oder annuelle Pflanzen (plantae annuae); sie führen das Zeichen ⊙.

b) Die Pflanze dauert zwei Vegetationsperioden, erst in der zweiten kommen diejenigen Obersprosse zur Entwickelung, welche blühen und Samen tragen, worauf die ganze Pflanze abstirbt: zweijährige Pflanzen (plantae biennes), ⊙.

c) Die Pflanze lebt mehrere, oft viele Jahre; ein die Wurzeln erzeugender unterirdisch wachsender Spross, Niederspross oder Katablast, der sich den Winter über erhält, treibt in jedem Sommer neue Obersprosse hervor, welche in der Regel jedes Mal blühen und Samen tragen, dann aber wieder absterben: ausdauernde oder perennirende Pflanzen oder Stauden (plantae perennes), ♃.

2. Obersprosse von vieljähriger Dauer, während des ganzen Lebens der Pflanze bleibend, meist dauernd in die Dicke wachsend und einen jährlich erstarkenden secundären Holzkörper bildend (I., S. 196); doch in manchen Fällen auch ohne secundäres Dickenwachsthum und dann durch andere mechanische Gewebe gefestigt (Palmenstamm, I., S. 170), oder durch Fleischigwerden des Grundgewebes Beständigkeit empfangend (cactusartige und andere succulente Pflanzen). An den in jeder Vegetationsperiode neu sich bildenden Zweigen erscheinen meist auch alljährlich Blüthen, so dass die Pflanze also viele Male in ihrem Leben Früchte producirt; solche Pflanzen nennt man polycarpe. Von diesem gewöhnlichen Verhalten, welches also auch für die Stauden zutrifft, giebt es nur wenige Ausnahmen; es sind das die sogenannten monocarpen oder hapaxanthischen Pflanzen, welche ein vieljähriges Alter erreichen, ehe sie zur Blüthe kommen, nach dem einmaligen Blühen aber ganz absterben, wie es besonders von den Agave-Arten bekannt ist (I., S. 658), wiewohl diese Pflanzen oft durch Seitensprosse, die nach dem Absterben

der Hauptpflanze erhalten bleiben, weiter leben, also nicht ganz streng einmal blühend sind.

a) Die jüngeren Zweige nach ein oder zwei Jahren absterbend, nur die nahe an der Bodenoberfläche befindlichen Theile der Sprosse bleibend und erstarkend Halbsträucher (suffrutices), z. B. bei Vaccinium myrtillus, Salvia officinalis.

b) Die Zweige im Allgemeinen sämmtlich bleibend und allmählich erstarkend, schon von der Basis an von der Hauptaxe abgehend: Sträucher (frutices): ♄.

c) Die unteren Zweige verlieren sich zeitig, so dass der bleibende und in die Dicke wachsende Hauptstamm baumartig wird, indem er nur oben eine Krone von Aesten und Zweigen trägt: Baum (arbor), ♄. Zwischen a und b, sowie zwischen b und c giebt es Uebergänge.

Die meisten dieser Vegetationsformen sind durch die ganze Abtheilung der Angiospermen nebeneinander vertreten; sie kommen in vielen Familien zusammen vor. Doch giebt es manche Familien, in denen gewisse Vegetationsformen allein vorhanden sind oder vorherrschen. So bestehen aus ⊙ und ⊙ sowie ♃ Pflanzen fast ausschließlich die Cruciferen, Papaveraceen, Ranunculaceen, Caryophyllaceen, Umbelliferen, aus ♄ die Cupuliferen, Sapindaceen, Myrtaceen etc., der Palmenstamm ist für die Familie der Palmen, der cactusartige Stamm für die Cactaceen und cactusartigen Euphorbien charakteristisch.

§ 158. II. **Die Stamm- und Blattbildung**, deren Besonderheiten den sogenannten Habitus der Pflanzen bedingen, bietet bei den Angiospermen den größten Formenreichthum im Pflanzenreiche. Am häufigsten ist derjenige Typus, wo das chlorophyllhaltige Assimilationsgewebe auf große, flächenreiche oder, wenn sie klein sind, um so zahlreichere Blätter, die sogenannten Laubblätter verwiesen ist und der Stengel nur den Träger dieser Assimilationsorgane darstellt. Außerdem kommen aber auch Formen der Vegetationsorgane vor, wo der Stengel die Bildung des Assimilationsgewebes übernimmt, was mit entsprechenden Gestalts- und Structurveränderungen des Stengels unter Rückbildung der Laubblätter verbunden ist. Endlich treten bei parasitischer und saprophyter Ernährungsweise oft die weitgehendsten Vereinfachungen der Vegetationsorgane ein.

Wenn das Assimilationsgewebe an Laubblätter gebunden ist, besitzt der Stengel ein solches Gewebe nicht oder nur in unbedeutendem Grade. Er ist dann gewöhnlich orthotrop, d. h. er und seine Zweige, wenn solche vorhanden, haben mehr oder weniger gerade aufrechte Richtung. In seiner Gestalt zeigt er wenig bemerkenswerthes, da er verhältnissmäßig dünn bleibt, wobei seine Querschnittsform oft mit der Blattstellung zusammenhängt, d. h. er ist bei $^1/_2$ Stellung manchmal zweikantig, bei $^1/_3$ Stellung dreikantig, bei decussirt opponirter Stellung vierkantig, bei vielzeiliger Blattstellung rund. Meist sind solche Stengel zur Verzweigung geneigt, und stets ist die letztere auch hier monopodial und zwar meist axillär; doch bringen keineswegs alle Blätter ihre Axelknospen zur Entwickelung. Derartige Pflanzen können nun wieder verschiedenen Habitus besitzen, je nachdem die Hauptaxe im untern Theile unverzweigt ist und erst nach oben zu Zweige bildet, so dass schon Kräuter hinsichtlich der Verzweigung die Baumform imitiren (sehr viele Cruciferen, Hanf und zahlreiche andere Kräuter), oder von der Basis an neben der Hauptaxe eine Anzahl eben so stark werdender Zweige emporwächst (viele Gramineen, wo diese Bildung beim Getreide das Bestocken genannt wird, Cyperaceen, Juncaceen etc.), wodurch mehr eine strauchähnliche Form zu Stande kommt; man unterscheidet hiernach die Kräuter als einstengelige und vielstengelige Pflanzen. Gewöhnlich sind solche Krautstengel verzweigt, und ihre Zweige tragen wieder Laubblätter und endigen meist mit einer

Blüthe, bezw. einem Blüthenstande; bei vielen Monocotylen (Gramineen, Cyperaceen Juncaceen) ist der laubblatttragende Stengel aber völlig unverzweigt und hat lange, meist hohle Internodien, eine als Halm bezeichnete Stengelform. Eine nicht seltene Erscheinung sind bei den Angiospermen die Kletterpflanzen, deren meist unverzweigte sehr lange, aber relativ dünne Stengel durch verschiedenartige Mittel an fremden Gegenständen ihren aufrechten Wuchs gewinnen. Dies wird erreicht bei den eigentlichen Schlingpflanzen durch die windende Bewegung der Stengel (I., S. 435), bei den anderen durch die unten zu erwähnenden Ranken, die der Pflanze zum Anklammern dienen (I., S. 457), oder auch durch widerhakenförmige Trichome, mittelst deren der Stengel an fremden Körpern sich anhängt (Rubus, Galium Aparine). Die Schlingpflanzen sind entweder von einjähriger Dauer, also Kräuter wie Phaseolus, Convolvulus, Humulus etc., oder von vieljähriger Dauer, holzig und mit secundärem Dickenwachsthum; das ist die eigentliche Lianenform, wie sie bei vielen der warmen Zone angehörigen Sapindaceen und Bignoniaceen sich findet und meist durch eigenthümlichen Bau des Holzkörpers ausgezeichnet ist (I., S. 201). Eine nicht seltene Wuchsform ist die des kriechenden Stengels, wo die die Laubblätter tragenden Sprosse plagiotrop sind, also auf der Oberfläche des Bodens hinkriechen, wobei sie an verschiedenen Punkten, gewöhnlich an den Ansatzstellen der Blätter durch Nebenwurzeln am Boden befestigt sind (Fragaria, Potentilla reptans, anserina, Lysimachia nummularia etc.). Sehr mannigfaltig ist bei den angiospermen Bäumen die Form der Baumkronen; dieselbe ist hauptsächlich bedingt durch die Richtung und die Stärke der Aeste und der laubblatttragenden Zweige. Wenn die Aeste und alle ihre Verzweigungen ausgesprochen orthotrop sind, so ergiebt sich eine schlanke pyramidale Krone (Populus dilatata). Gehen die Aeste in divergirender Richtung auseinander, so entsteht die gewöhnliche breit pyramidale, ovale bis runde Baumkrone, wobei wieder die jüngeren blättertragenden Zweige bald vorwiegend aufstrebende Richtung einschlagen (z. B. Esche), bald sperrig nach allen Seiten gerichtet sind (z. B. Eiche), bald auch bei genau zweizeiliger Verzweigung dorsiventral und plagiotrop sind (I., S. 474), wodurch bei der Linde, Ulme, Buche das dachförmige Aussehen der einzelnen Kronentheile bedingt wird, bald auch ruthenförmig dünn und schlaff herniederhängend sind, wie bei der Birke und Trauerweide. Auch der verschiedene Habitus der Strauchformen wird durch solche Verhältnisse bedingt.



Fig. 471. Asparagus officinalis. Stück eines Zweiges *a*; in der Axel des schuppenförmigen Blattes *b* stehen ein Blüthenstiel und drei blattlose grüne nadelförmige Zweiglein.

Wenn der Stengel die Bildung des Assimilationsgewebes übernimmt, indem er eine chlorophyllreiche Rinde besitzt und daher selbst ein grünes Organ darstellt, so können die Laubblätter ganz unterdrückt sein. Die Blätter sind dann nämlich meist auf sehr kleine, farblose, häutige Schuppen oder Scheiden, beim cactusartigen Stamm auf kleine mit Dornen besetzte Höckerchen reducirt. Solche Stengel vergrößern die assimilirende Oberfläche meist durch reichliche Zweigbildung; die Zweige sind dann bald dünne nadelförmige Gebilde (Asparagus, Fig. 471), bald dickere cylindrisch oder prismatische, durch die Blattansätze mehr oder weniger deutlich gegliederte Körper wie bei Casuarina, Salicornia, Spartium, Ulex, Chondrilla etc., und wie bei dem voluminösen cactusartigen Stamm (Fig. 472), wo die Oberfläche oft durch kanten- oder flügelartige Vorsprünge noch vergrößert wird, bald endlich blattartige dünne Körper, sogenannte Phyllocladien, wie bei Ruscus aculeatus (Fig. 473), Phyllocactus, Muhlenbeckia, Phyllanthus; worin es auch Uebergänge zu den sogenannten geflügelten Stengeln giebt, bei denen die blattförmigen Verbreiterungen auf schmalere blattartig dünne Leisten reducirt sind (Acacia alata, Fig. 474, Genista sagittalis etc.). Bei manchen Monokotylen kommen solche grünrindige Stengel auch vollkommen blatt- und zweiglos vor, als einfache sehr lange, gerade aufrechte, schlank kegelförmige grüne Körper, die theils steril sind, theils am Ende den Blüthenstand tragen

und nur am Grunde von scheidenförmigen Blättern umhullt sind (Scirpus lacustris, Juncus conglomeratus etc., Fig. 475, S. 258). Uebrigens sind solche grünrindige Stengel sehr oft mit gewohnlichen Laubblättern combinirt, wovon die Chenopodiaceen, Compositen, Umbelliferen, Loranthaceen, Liliaceen (Allium), Juncaceen etc. viele Beispiele bieten, wiewohl mit der Entwickelung des Stengels zum Assimilationsorgan gewöhn-



Fig. 472. Opuntia vulgaris, Cactusartiger Stamm mit zwei Blüthen. Verkleinert.



Fig. 473. Ruscus aculeatus. An dem cylindrischen Sprosse *a* sitzen blattförmige Zweige (Phyllocladien *cld*), an deren Seiten Blüthen *fl* stehen. Nach Sachs.

lich eine Neigung zur Reduction der Blattbildung verbunden ist. Noch einfacher ist der Vegetationskörper bei den Wasserlinsen (Lemna, Fig. 476, S. 258), wo Stengel und Blatt gar nicht differenzirt, sondern verschmolzen sind zu einem linsenförmigen plattgedrückten Caulom, welches sich unter dem Scheitel durch eben so gestaltete Seitensprossen verzweigt, die aus einer engen spaltenförmigen Tasche, die das Caulom an seinen Seiten besitzt, hervorwachsen. Dieser Wasserlinsenkörper erscheint meist bilateral, indem nur seine obere aus dem Wasser hervortauchende Seite grünes Assimilationsgewebe bildet, während aus seiner auf dem Wasser schwimmenden Unterseite die Wurzeln entspringen.

Die größte Vereinfachung des Vegetationskörpers tritt bei allen denjenigen Parasiten und Humusbewohnern auf, die kein Chlorophyll besitzen, bei denen es also nicht mehr auf die Entwickelung grüner Flächen ankommt. Auch hier sind die Laubblätter unterdrückt, die Blattbildung ist auf nichtgrüne Schuppen reducirt; aber auch der Stengel ist chlorophylllos; er kann als langer windender Stengel erscheinen (Cuscuta); doch meist ist er kürzer und stellt eigentlich nur oder fast nur die Axe des Blüthenstandes dar, wie bei Orobanche, Lathraea, Monotropa, besonders aber bei den Rafflesiaceen und Balanophoraceen, wo die ganze Pflanze nur aus einer Blüthe oder einem Blüthenstande zu bestehen scheint, welcher unmittelbar aus der Nährpflanze



Fig. 474. Geflügelter Stengel von Acacia alata. Von den kleinen dornspitzigen Blättern, in deren Axeln die gestielten Blüthenköpfe stehen, laufen die flügelförmigen Verbreiterungen des Stengels herab.

hervorbricht; hier ist das Vegetationsorgan aufs äußerste reducirt, nämlich auf feine pilzmyceliumartige Zellstränge, welche regellos das Gewebe der Nährpflanze durchsetzen, also auf die einfachste Wurzelbildung, wie sie sonst nur bei den Pilzen vorkommt; von gewöhnlicher Stamm- und Blattbildung ist nichts mehr zu erkennen (Fig. 477).

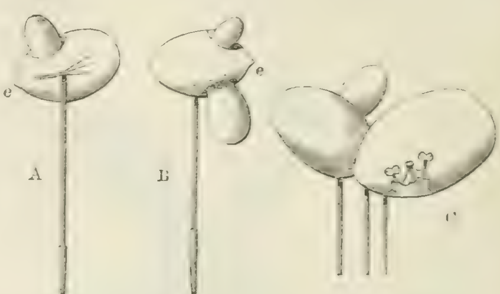


Fig. 476. Lemna minor. Abgeplattete, nicht in Blätter ausgegliederte Caulome; über der Basis *c* aus einer seitlichen Tasche die Seitensprosse treibend; auf der Mitte der Unterseite entspringt eine Wurzel mit großer Wurzelhaube. *A* von der Unter-, *B* von der Oberseite gesehen. *C* ein Sprossverband mit einer Blüthe.

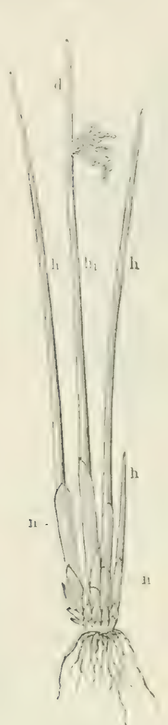


Fig. 475. Juncus conglomeratus. Blattlose grüne Stengel, die nur an der Basis mit scheidigen Niederblättern *n* besetzt sind; sie enden blatt- und blüthenlos (*h h*) oder mit einem von pfriemenförmigem Deckblatte *d* gestützten Blüthenstand (h_1). Verkleinert.



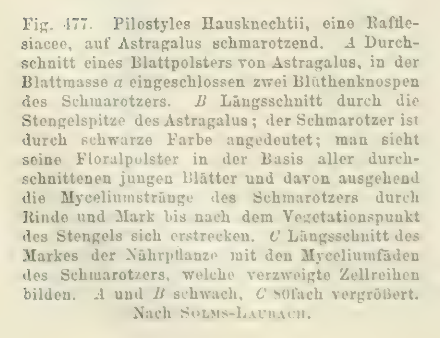


Fig. 477. Pilostyles Hausknechtii, eine Rafflesiacee, auf Astragalus schmarotzend. *A* Durchschnitt eines Blattpolsters von Astragalus, in der Blattmasse *a* eingeschlossen zwei Blüthenknospen des Schmarotzers. *B* Längsschnitt durch die Stengelspitze des Astragalus; der Schmarotzer ist durch schwarze Farbe angedeutet; man sieht seine Floralpolster in der Basis aller durchschnittenen jungen Blätter und davon ausgehend die Myceliumstränge des Schmarotzers durch Rinde und Mark bis nach dem Vegetationspunkt des Stengels sich erstrecken. *C* Längsschnitt des Markes der Nährpflanze mit den Myceliumfäden des Schmarotzers, welche verzweigte Zellreihen bilden. *A* und *B* schwach, *C* 80fach vergrößert. Nach Solms-Laubach.

§ 159. III. **Die Metamorphose der Blattbildung.** Eine Eigenthümlichkeit, die bei den Gefäßkryptogamen noch kaum vorhanden ist, bei den Gymnospermen allerdings schon auftritt, erreicht erst bei den Angiospermen ihren höchsten Grad, nämlich der regelmäßige Wechsel in den Blattformen an einer und derselben Pflanze, den man mit dem obenstehenden Ausdruck bezeichnet hat. Wir verstehen darunter die Erscheinung, dass in den Formen der Blätter, welche an einer und derselben Axe oder an mehreren mit einander verbundenen Axen auf einander folgen, wenn wir von unten nach oben fortschreiten, ein Wechsel sich zeigt dergestalt, dass in einer unteren Region lauter einfache Blattformen vorhanden sind, dass in einer dann folgenden Region die Blattbildung zu ihren vollkommensten Gestalten sich erhebt und in einer noch höheren wiederum auf einfachere Formen zurückgeht. Man bezeichnet diese drei Arten von Blattformen als Niederblätter, Laubblätter und Hochblätter, nach Eichler's Vorschlag als Kataphylla, Nomophylla und Hypsophylla, und unterscheidet an den Sprossen dementsprechend die Niederblatt-, Laubblatt- und Hochblattregion. Im Grunde sind es ihre verschiedenen physiologischen Bestimmungen, durch welche diesen Blättern ihr Charakter aufgedrückt wird. Selbstverständlich kann bei denjenigen Angiospermen von dieser Unterscheidung keine Rede sein, wo die Bildung der Laubblätter aus den oben erwähnten Gründen unterdrückt ist.

Die Metamorphose der Blattbildung wird am besten verstanden, wenn man von der Betrachtung der vollkommensten jener drei Blattformen ausgeht. Wir betrachten daher zuerst:

1. die Laubblätter. Diese treten bei den Angiospermen in den mannigfaltigsten Formen auf. An einem Laubblatt lassen sich folgende drei Theile unterscheiden (Fig. 478), von denen allerdings der erste oder der zweite oder auch beide fehlen können:

a) Die Blattscheide (vagina), meist bei solchen Blättern, welche mit ihrer Basis den Stengel ganz umfassen, der unterste, bald längere, bald kürzere röhrenförmige Theil des Blattes, welcher das folgende Stengelstück umscheidet. Die beiden Längsränder der Scheide sind meist verwachsen, die Scheide also wirklich röhrenförmig, wie bei den meisten Monokotylen, oder die Ränder sind frei und nur über einander gelegt, wie bei den meisten Gramineen, wo an den auf einander folgenden zweizeilig stehenden Blättern die Scheidenränder abwechselnd in entgegengesetzten Richtungen über einander greifen. b) Der Blattstiel (petiolus), ein auf die Scheide folgender oder bei Fehlen der Scheide die untere Partie des Blattes ausmachender Theil, an welchem jede Entwickelung in die Fläche zurücktritt, der also einen bald langen bald kurzen dünnen Körper darstellt, von cylindrischer oder prismatischer, am häufigsten von schmal rinnenförmiger Gestalt, wobei die Concavität an der morphologischen Oberseite liegt. c) Die Blattfläche oder Spreite (lamina), der eigentlich blattförmig ausgebreitete Theil, welcher hauptsächlich das Assimilationsgewebe enthält und daher den wesentlichsten Theil der Laubblätter darstellt. Laubblätter, denen Stiel und Scheide fehlen, wo die Spreite also unmittelbar dem Stengel ansitzt, heißen sitzend (folium sessile). Während die Lamina das eigentliche Assi-

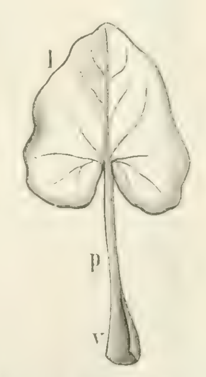


Fig. 478. Blatt von Ranunculus Ficaria mit Spreite l, Blattstiel p und Scheidentheil v. Nach Prantl.

milationsorgan (I., S. 531) darstellt, haben die beiden anderen Theile andere physiologische Functionen. Der Stiel, an welchem manchmal auch sogenannte Gelenke (I., S. 440) zu unterscheiden sind, dient hauptsächlich den heliotropischen Bewegungen (I., S. 483), welche die Laubblätter machen müssen. Die Scheide dient im Jugendzustande des Sprosses als schützende Umhüllung für die folgenden jüngern Blätter und Stengeltheile, beziehendlich auch der Axelknospe, bei den Gramineen auch noch späterhin als Festigungsorgan für den Halm, dessen intercalare Vegetationspunkte hinter den Scheiden verborgen liegen (I., S. 375). Bei vielen Pflanzen, denen die Blattscheiden fehlen, tritt dafür ein anderer zum Blatt gehöriger Theil auf, die Nebenblätter (stipulae), d. h. zwei, rechts und links neben der Blattbasis stehende, meist einfach blattartige Gebilde, die entweder vom Blatte vollständig frei oder dem Blattstiele mehr oder weniger angewachsen sind. Sie ersetzen physiologisch die Scheide in so fern, als sie zur schützenden Bedeckung der jungen Sprossspitzen dienen. Darum sind sie meistens chlorophylllos, trockenhäutig und fallen gleich nach der Entfaltung der Knospe ab (Quercus, Fagus, Carpinus, Tilia etc.). Doch bleiben sie nicht selten auch stehen, bekommen Chlorophyll und dienen so als Hülfsorgane der Lamina bei der Assimilation (Viola, Rosaceen, Papilionaceen, Fig. 479); ja sie können sogar das alleinige grüne assimilirende Blattorgan darstellen, wenn die Lamina in ein andres Gebilde, z. B. in eine Ranke, wie bei Lathyrus Aphaca, metamorphosirt ist. Bisweilen sind die beiden Nebenblätter unter sich verwachsen (stipulae connatae). Sie rücken dann scheinbar in die Axel des Blattes und verwachsen mit ihren einander zugekehrten Rändern, sogenannte axelständige Nebenblätter (st. axillares oder interpetiolares) bildend, wie z. B. bei Potamogeton, Platanus etc. Solche verwachsene Stipulae kommen auch manchmal bei Gegenwart einer Blattscheide vor; sie sitzen dann an der Grenze zwischen Scheide und Lamina als ein querstehendes, meist kurzes hautartiges Gebilde, ein sogenanntes Blatthäutchen (ligula), wie bei den Gramineen Fig. 480). Hierher gehört auch die Ochrea der Polygonaceen, eine zu einer Scheide geschlossene, oberhalb des Blattstielgrundes den Stengel umfassende Ligula (Fig. 481). Auch bei diesen Gebilden ist es überall auf Schutz der jungen Sprossspitze abgesehen. — Eine seltene Form des Laubblattes ist die, wo die Lamina fehlt und dafür der Blattstiel blattförmig sich verbreitert zu einem sogenannten Phyllodium (Fig. 482, S. 261), welches dann das Assimilationsgewebe enthält.



Fig. 479. Stengelstück von Pisum sativum mit einem gefiederten Blatte mit Ranke und zwei großen blattförmigen Nebenblättern an der Basis.

Fig. 480. Blatt einer Graminee, *h h* der Halm, *k* dessen Knoten, an welchem das Blatt inserirt ist; *s* die Blattscheide, den Halm umfassend; *f* die Blattfläche, *l* die Ligula.

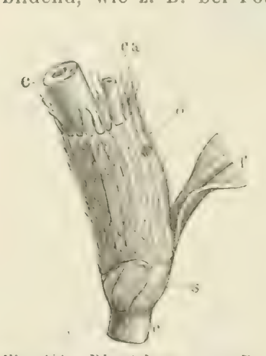


Fig. 481. Die Ochrea *o* von Polygonum oberhalb der Blattscheide *s* des abgeschnittenen Blattes *f*; *cc* Stengel, *ca* axillärer Zweig.

Die Lamina der Laubblätter ist äußerst mannigfaltig. Es sind zunächst radiäre und bilateral gebaute Formen (S. 17) zu unterscheiden. Die ersteren sind ringsum gleichmäßig mit Assimilationsgewebe und Spaltöffnungen ausgestattet und gewöhnlich von orthotroper oder regelloser Richtung; ihre Gestalt ist vorwiegend langgestreckt, cylindrisch oder prismatisch und daher bei ansehnlicher Größe im Bau den Stengeln ähnlich (Allium, Juncus etc.), oder bei geringerer Größe an die Nadeln der Coniferen erinnernd (Ericaceen, Epacridaceen, manche Chenopodiaceen, Sedum-Arten etc.), oder auch schmal blattförmig, wobei Ober- und Unterseite gleich gebaut sind und das Blatt durch eine Drehung seiner Basis seine Ebene vertical stellt (Eucalyptus), wenn nicht schon von vorn herein die Abplattung mit der Richtung des Stengels zusammen fällt, also in der Verticalebene liegt, wie bei den sogenannten schwertförmigen Blättern von Iris. Die bilateralen Blattformen sind meist von ausgeprägt blattförmiger Gestalt, wobei die morphologische Oberseite ein mehr oder minder deutlich in Form von Palissadenzellen, die Unterseite ein in Form von Schwammparenchym (I., S. 209) entwickeltes Mesophyll besitzen, Spaltöffnungen nur oder doch in größerer Anzahl an der Unterseite sich befinden (I., S. 148) und die Rippen des Blattes so entwickelt sind, dass sie an der Unterseite vorspringen. Selten ist dieser bilaterale Bau hinsichtlich der morphologischen Seiten gerade umgekehrt; dann macht das Blatt durch autonome Bewegung eine Drehung, durch welche die Unterseite nach oben gekehrt wird (Allium ursinum) oder die morphologische Oberseite zieht sich rinnenförmig ins Innere des Blattkörpers zurück, wobei die Rinne meist durch Haarbildungen sich ausstopft (Corynephorus und andere xerophile Gräser, Passerina filiformis. Sowohl die radiären wie die bilateralen Blattspreiten kommen theils unverzweigt, theils verzweigt vor, letzteres nicht nur in allen oben (S. 24 u. 48) erörterten Arten, als handförmig, fiederförmig und fußförmig, sondern auch in allen Zertheilungsgraden, so dass also bei vollständiger Sonderung der Lamina in einzelne Foliola echte zusammengesetzte Blätter, bei minder vollständiger Zertheilung der Lamina die Formen der getheilten oder gelappten Blätter oder diejenigen sich ergeben, wo nur der Rand der Blattfläche die Form der Zahnbildung zeigt (S. 24). — Als ein eigenthümliches Verhalten der Blattfläche sind bei manchen sitzenden Blättern die Fälle bemerkenswerth, wo die Blattmasse an der Basis den Stengel rings umfasst, die sogen. stengelumfassenden Blätter (folium amplexicaule), wie bei Lamium amplexicaule, oder wo sie wie blattartige Flügel am Stengel herabläuft, die herablaufenden Blätter (folium decurrens), wie bei Onopordon- und Carduus-Arten. Wenn sitzende Blätter gegenständig sind, so können die beiden Blattflächen am Grunde verwachsen, so dass der Stengel sie zu durchwachsen scheint, wie bei Lonicera Caprifolium.



Fig. 482. Acacia melanoxylon; *a* doppelt gefiedertes Blatt, *b* ein ebensolches Blatt mit blattförmigem Stiel, *c* Phyllodien (blattförmige Blattstiele ohne Lamina).

2. Die Niederblätter, d. s. diejenigen Blattgebilde, mit welchen die die Laubblätter tragenden Sprosse beginnen (Fig. 483), welche also die ältesten, zuerst vorhandenen Blätter des Sprosses sind und daher den letzteren in seinem Knospenzustande umhüllen oder bedecken. Gerade die von Niederblättern bedeckten jungen Sprossanfänge werden hauptsächlich als Knospen (gemmae) bezeichnet (S. 484, 485).

Damit ist zugleich die physiologische Bedeutung der Niederblätter ausgesprochen: sie dienen zum Schutze des jungen Sprosses und sind dementsprechend chlorophylllos und mehr oder weniger hart und trockenhäutig. Morphologisch entsprechen sie meist dem Blattgrunde der Laubblätter, bestehen also aus Blattscheide oder aus Nebenblättern, wenn diese Theile an den Laubblättern unterscheidbar sind; daher haben sie eben scheiden- oder schuppenförmige Gestalt. Aber sie können eben so gut aus einer veränderten Blattspreite bestehen, besonders da, wo die Laubblätter weder Scheide noch Nebenblätter besitzen. Da ihre Bildung hauptsächlich eine Anpassung an das Schutzbedürfniss der Sprosse ist, so ist auch an den Stengeln der einjährigen Pflanzen die Niederblattbildung wenig ausgeprägt und nur in so fern



Fig. 483. Modification der Blattbildung in allmählichen Uebergängen aus der Form von Niederblättern (*a*, *b*) in Laubblätter (*c—f*) und in Hochblätter (*g*, *h*), bei Orchis latifolia (*A*) und Valeriana dioica (*B*), verkleinert.

angedeutet, als die Cotyledonen und manchmal auch die ersten Laubblätter noch unvollkommnere Blattformen repräsentiren. Dagegen finden sich Niederblätter fast allgemein bei den Angiospermen von mehrjähriger Lebensdauer und tragen hier zur Bildung der während der Vegetationsruhe geschlossen bleibenden Winterknospen bei, wie man sie an den Zweigen der Bäume und Sträucher, sowie an den Niedersprossen der Stauden findet, wo die Niederblätter als Knospenschuppen (tegmenta) bezeichnet werden; auch die Zwiebel (s. unten) gehört mit zu solchen von scheidenförmigen Niederblättern eingehüllten Knospen. Der Uebergang der Niederblätter in die Laubblätter erfolgt meist schrittweise. Aus unserer Figur 483 erkennt man, dass da,

wo die Laubblätter nebenblattlos sind, auf der Spitze des scheiden- oder schuppenförmigen Niederblattes allmählich Stiel und Lamina hinzutreten. Auch wenn Nebenblätter vorhanden sind, kann das Niederblatt der Basis des Hauptblattes, entsprechen, wie bei Prunus (Fig. 484), wo auf der Spitze der Knospenschuppe schrittweise immer deutlicher das gestielte Laubblatt nebst seinen zwei Stipulae sich sehen lässt. Dagegen entspricht z. B. bei den Cupuliferen eine Knospenschuppe nicht einem ganzen Blatte, sondern nur einem der paarigen Nebenblätter, wie aus der Betrachtung unserer Figur 485 klar werden wird. Von nackten Knospen redet man, wenn der Spross nicht mit Niederblättern beginnt; die Knospe wird in diesem Falle bedeckt von den Nebenblättern der ersten Laubblätter (Alnus) oder, wenn Nebenblätter fehlen, von den ersten Laubblättern selbst, die dann meist durch Behaarung geschützt sind (Cornus, Viburnum Lantana).

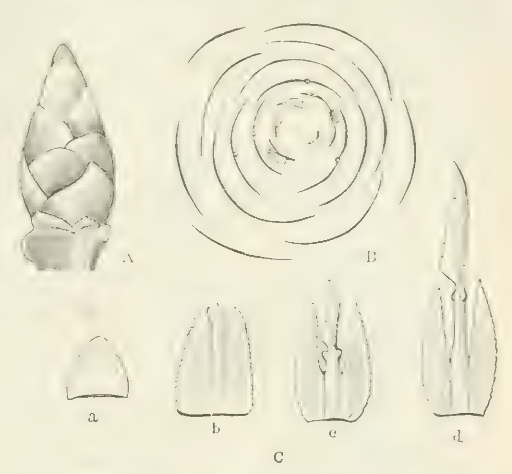


Fig. 484. Knospe von Prunus avium. *A* von außen, mit den Knospenschuppen bedeckt. *B* schematischer Grundriss der Knospe mit den auf einander folgenden Blattbildungen, die in ihren verschiedenen Stadien durch *C* verdeutlicht werden; *a* die einfache Knospenschuppe, *b* und *c* solche, wo an der Spitze die Differenzirung von Laubblatt und zweier Nebenblätter sichtbar wird, die in *d* weiter ausgeprägt ist.

3. Die **Hochblätter**. Auf die Laubblätter folgen, wenn nicht die Blattbildung wieder auf die Niederblätter zurückgeht, wie an den unfruchtbaren Sprossen der Holzpflanzen, sondern zur Bildung von Blüthen fortschreitet, oft auch wieder unter allmählichem Uebergange nach Gestalt und Größe reducirte Blattgebilde (Fig. 483, S. 262), die generell mit vorstehendem Namen bezeichnet werden. Auch sie entsprechen morphologisch bald dem Blattgrunde (Scheidentheil, bezw. Nebenblätter), bald auch sind sie ausschließlich reducirte Blattspreiten, besonders da, wo die Laubblätter Scheiden und Nebenblätter nicht besitzen. Sie umfassen hauptsächlich die Deckblätter, welche bereits dem Blüthenstande angehören, sowie eigentlich auch die Blätter der Blüthen selbst, und werden daher unten näher betrachtet werden.

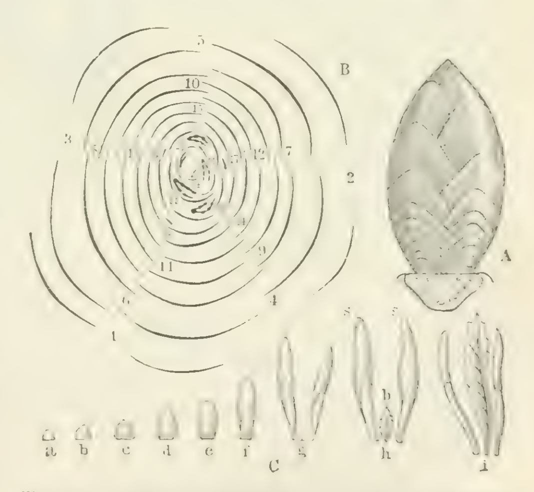


Fig. 485. Knospe von Quercus robur. *A*, *B* und *C* sind analog der Fig. 484. Die Uebergangsstadien in *C* zeigen, dass hier jede Knospenschuppe nicht einem ganzen Blatte, sondern immer nur einem Nebenblatte äquivalent ist, indem zwischen je zwei Schuppen *s s* allmählich die Anlage des Laubblattes *b* hervortritt.

Beachtung verdient auch die Lage der Blätter im Knospenzustande des Sprosses, die sogenannte Knospenlage, sowohl an den vegetativen Sprossen (Fig. 486, S. 264) als auch namentlich an den Blüthen, weil darin die Familien der Angiospermen

gewisse Eigenthümlichkeiten zeigen. Das junge Laubblatt wächst oft an der morphologischen Oberseite in einem anderen Verhältnisse als an der Unterseite und hat dann in der Knospe eine gefaltete oder gerollte Lage. Häufig ist dieselbe einfach gefaltet (vernatio duplicativa), d. h. das Blatt ist in der Mediane der Länge nach gefaltet, mit beiden Hälften aufeinander liegend (Prunus, Quercus, Corylus, Ulmus etc.); sind hierbei die Zweige zweizeilig beblättert und bilateral, so liegen alle Blätter in der Knospe mit den Rändern nach oben gekehrt (Fig. 486 *A*). Mehrfach gefaltet (v. plicativa) ist das Blatt bei Alchemilla und Acer (*B*). Eingerollt (v. involutiva) heißt die Knospenlage, wenn die Blattfläche mit beiden Seitenrändern einwärts gerollt ist (Pyrus malus, *C*), zurückgerollt (v. revolutiva, *D*), wenn die Ränder nach außen gerollt sind (Rumex, Polygonum), zusammengerollt (v. convolutiva, *E*), wenn ein stengelumfassendes Blatt, die inneren Blätter umfassend, sich ganz zusammenwickelt, wobei also immer der eine Rand den anderen bedeckt (Gramineen, Musa, Canna etc.), und bei zweizeiliger Blattstellung die aufeinanderfolgenden Blätter immer wechselwendig gerollt sind. Schneckenförmig (v. circinnata) ist die Knospenlage, wenn das Blatt von oben nach unten eingerollt ist, wie wir es bei den Blättern der Farne kennen gelernt haben (z. B. bei Drosera, Oxalis). Außerdem ist aber auch die gegenseitige Deckung der Blätter (foliatio oder aestivatio) zu beachten, die besonders für die Kelch- und Blumenblätter der Bluthen wichtig ist. Man nennt sie klappig (f. valvata), wenn die Blätter nur mit ihren Rändern seitlich sich berühren (z. B. Kelchblätter der Malvaceen), dachig (f. imbricata), wenn die benachbarten Blätter in der Reihenfolge ihres Alters sich mit den Rändern decken (Knospenschuppen, Kelch- und Blumenblätter der meisten Angiospermen), gedreht (f. contorta), wenn die Blätter sich decken und zugleich alle nach einer Richtung gedreht sind (Blumenkronen der Gentianaceen, Apocynaceen, Convolvulaceen, Hypericum etc.).

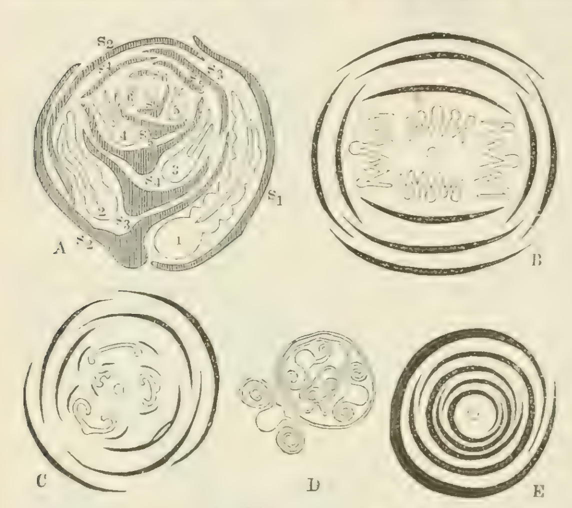


Fig. 486. Knospenlage der Blätter, dargestellt im schematischen Grundriss der Knospe. *A* einfach gefaltete Knospenlage bei Ulmus campestris (bilateral, in horizontaler Orientirung von unten und oben); *1, 2, 3* etc. die auf einander folgenden Laubblätter s_1, s_2 etc. die zugehörigen Nebenblätter. *B* mehrfach gefaltete Knospenlage bei Acer; außen Knospenschuppen, innen Laubblätter. *C* eingerollte Knospenlage bei Pyrus malus, außen Knospenschuppen, innen Laubblätter mit Nebenblättern. *D* zurückgerollte Knospenlage bei Polygonum, Laubblätter mit Ochrea (S. 260). *E* zusammengerollte Knospenlage einer Graminee.

§ 160. IV. **Die Sprossfolge.** Wir verstehen darunter die durch die Verzweigung sich ergebende Succession von Sprossen, die in den verschiedenen Verzweigungsgraden meist durch die vorerwähnten Blattformationen und wohl auch durch andere Eigenthümlichkeiten von einander abweichen.

1. Bei den einjährigen Pflanzen kann das ganze Gewächs einaxig sein, indem ihre Hauptaxe unverzweigt ist und also an der letzteren Nieder-, Laub-

und Hochblätter einschließlich der Blüthenblätter vertreten sind. Eine solche Pflanze wird zweiaxig, dreiaxig etc., wenn die Laubblätter oder die Hochblätter axelständige Zweige bekommen, die dann entweder auch wieder mit Laubblättern beginnen oder nur Hochblätter und Blüthen tragen (Fig. 487).



Fig. 487. Papaver Rhoeas, als Beispiel einer einaxigen Pflanze in *A* und einer zweiaxigen Pflanze in *B*, wo in den Axeln der Blätter die Zweige *a*, *b*, *c*, *d* entstanden sind. *k* Cotyledonen. Verkleinert.

2. Bei den Bäumen und Sträuchern ist die Sprossfolge eine sehr hochgradige, aber in so fern einfach, als die Sprosse im Allgemeinen dauernd sind und immer die jüngeren mit den nächst älteren verkettet bleiben zu einem vielaxigen Verzweigungssystem. Jeder Jahrestrieb beginnt mit Niederblättern, den oben erwähnten Knospenschuppen, und trägt dann Laubblätter. Oft sind Lang- und Kurztriebe zu unterscheiden, d. h. Sprosse mit langgestreckten Internodien und andere mit verkürzt bleibenden Internodien, an denen also die Laubblätter in ein Büschel zusammengedrängt sind. Die Hochblattregion, also die blüthenbildenden Sprosse stehen entweder in den Axeln der Laubblätter des diesjährigen Triebes (Quercus, Fagus, Rhamnus), häufiger gehen sie aus besonderen Winterknospen hervor, welche dann nur den Blüthenstand erzeugen, manchmal auch einige Laubblätter demselben vorausgehen lassen; man unterscheidet in diesem Falle bei den Holzpflanzen, namentlich bei den Obstbäumen Laubknospen und Blüthenknospen. Die die Blüthenstände tragenden Axen sind in der Regel die einzigen, welche bei den Bäumen nach der Fruchtreife abgestoßen, also nicht dem dauernden Sprossverbande einverleibt werden. Standen dieselben endständig auf laubblatttragendem Zweige, so wird der letztere durch die darunter stehenden Seitenknospen fortgebildet, verzweigt sich also nach Art der falschen Dichotomie, wenn die Knospen gegenständig sind und beide zur Entwickelung kommen (Viscum, Syringa, Ligustrum, Philadelphus). Von der Sympodiumbildung vieler angiospermer Holzpflanzen ist S. 25 die Rede gewesen.

3. Bei den Stauden zeigt die Sprossfolge complicirtere Verhältnisse, weil hier die über dem Erdboden zum Vorschein kommenden, die Laubblätter und Blüthen tragenden Sprosse, Obersprosse, Anablasten, immer nur eine Vegetationsperiode dauern und dann abgelegt werden, während die mit den Niederblättern versehenen Sprosse unterirdisch sind, und wenigstens von einem Sommer zum andern oder auch mehrere Jahre dauern. Diese können daher von jenen als Niedersprosse, Katablasten, auch als unterirdischer Stock unterschieden werden. Aber auch die Niedersprosse werden oft bald wieder durch andere gleichartige ersetzt, so dass die Staude trotz ihrer oft unbeschränkten Lebensdauer doch immer nach einigen Jahren wieder aus ganz neuen Sprossverbänden besteht. Die hier vorkommenden mannigfaltigen Verhältnisse wollen wir an einigen Beispielen kennen lernen. Es kommt dabei besonders auf die Beschaffenheit, Wachsthums- und Verzweigungsweise des Katablast an. Indem ich diesen Ausdruck für das in Rede stehende Organ wähle, bemerke ich, dass dafür bisher in der Morphologie der Name Rhizom (Wurzelstock) gebräuchlich war, der aber hierfür verwerflich ist, weil er seiner Etymologie nach ein Wurzelgebilde bedeutet, während es sich hier im Gegentheil um lauter Caulome handelt.

a) Unterirdische Stöcke mit bleibender Hauptwurzel. Die von der Keimung herstammende senkrecht in den Boden hinabgehende Pfahlwurzel bleibt zeitlebens, im Alter durch secundäres Dickenwachsthum (I., S. 202)

ansehnliche Dicke erreichend. Nach oben geht sie in den ebenfalls stehen bleibenden orthotropen Stengelgrund über, welcher an verkürzt bleibenden Internodien Niederblätter oder Laubblätter trägt, aus deren Axeln Triebe hervorkommen, die sich zu Obersprossen verlängern, deren Basis aber auch oft wieder in derselben Weise persistirt und sich verzweigt. Die Wurzel trägt daher an ihrem oberen Ende eine Menge Triebe oder Knospen und wurde deshalb auch als vielköpfige Wurzel bezeichnet. So bei Trifolium (Fig. 488), Medicago und vielen andern Papilionaceen, Umbelliferen, Taraxacum officinale etc.

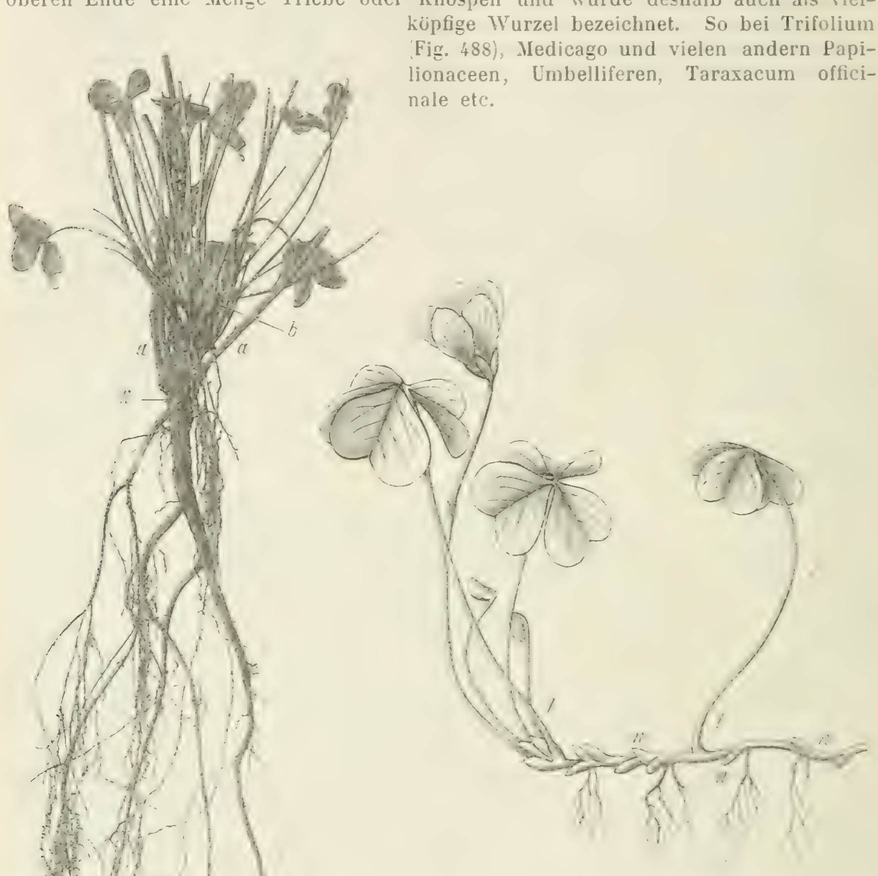


Fig. 488. Trifolium pratense im zweiten Jahre; unterirdischer Stock mit bleibender Hauptwurzel, die bei K beginnt; aa Reste abgestorbener vorjähriger Triebe; b diesjährige Sprosse. Verkleinert.

Fig. 489. Oxalis Acetosella. Horizontaler monopodialer Katablast, abwechselnd Niederblätter n und Laubblätter l tragend; an der Unterseite mit Wurzeln; natürliche Größe.

b) Unterirdische Stöcke ohne Hauptwurzel, mit Nebenwurzeln. Die Hauptwurzel verschwindet nach der Keimung bald, indem der Stengel zu einem plagiotropen, nämlich horizontal oder schief aufrecht im Boden wachsenden und Nebenwurzeln treibenden Katablast sich entwickelt. Dieser erzeugt nun die Obersprosse entweder durch monopodiale Verzweigung. In diesem Falle besteht der Niederspross aus verkürzten oder wenig gestreckten Internodien, und wächst selbst nur unterirdisch fort, bald horizontal kriechend (z. B. Butomus, Oxalis acetosella, Fig. 489), bald schief aufsteigend (Convallaria majalis), bald in der Verticalebene schlangenartig hin und her gewunden (Polygonum Bistorta, Fig. 490). Er

erzeugt nach den Jahreszeiten periodisch wechselnd Niederblätter und Laubblätter, letztere über den Boden hervortretend (Fig. 489); die blüthentragenden, häufig zugleich auch mit Laubblättern versehenen Obersprosse sind Axelsprosse der Blätter des Katablast. Oder aber der Niederspross verzweigt sich sympodial; seine Terminalknospe wendet sich alljährlich nach oben und wird zum Oberspross; dafür entwickelt sich in der Axel eines der Niederblätter oder eines der untersten Laubblätter des Obersprosses eine Knospe, welche die Fortsetzung des unterirdischen Sprosssystems übernimmt, so dass also die sich an einander kettenden Stücke des Katablast, von welchem oft noch viele Jahrgänge erhalten sind, ungleichen Verzweigungsgraden angehören. Diese besonders häufige Art kommt nun wiederum theils in der Form des schief aufsteigenden Stockes vor, welcher bald mehr verlängert (Listera ovata, Fig. 491), bald sehr kurz erscheint (z. B. Crepis praemorsa), theils in der Form des horizontal kriechenden Katablast, wie bei Polygonatum multiflorum (Fig. 244, S. 26). Immer sterben die hinteren ältesten Stücke des Niedersprosses nach einigen Jahren in dem Maße ab, als dieselben sich vorn durch neue Stücke verjüngen. Manche kriechenden Niedersprosse bilden viele nach verschiedenen Seiten gerichtete Zweige, von denen jeder oder doch manche und zwar sympodial die Anablasten hervorbringen. Hierher gehört auch der korallenförmig verzweigte Niederspross der Corallorhiza, welcher durch das Fehlen aller Wurzeln merkwürdig ist, die hier durch Büschel von Wurzelhaaren ersetzt werden, welche am Niederspross sitzen (Fig. 492. S. 268). Haben solche kriechenden Katablasten langgestreckte Internodien, so nennt man sie auch wohl Ausläufer (stolones oder soboles) wie z. B. bei der Quecke (Triticum repens).

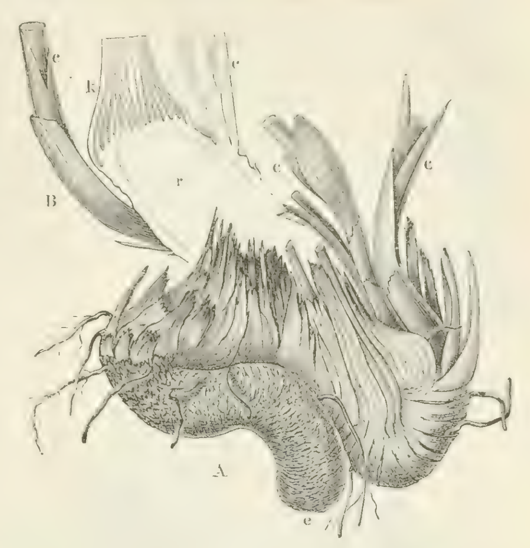


Fig. 490. Polygonum Bistorta. *A* der schlangenförmig gewundene monopodiale Katablast mit Blattresten bedeckt und mit einzelnen Wurzeln. *B* zeigt den Katablast mit der Terminalknospe *k* im Längsschnitt, zur Zeit, wo die Umlenkung der Wachsthumsrichtung eben anhebt; *c c* untere Theile der blüthentragenden Seitenzweige; *e* ältestes absterbendes Ende des Stockes.

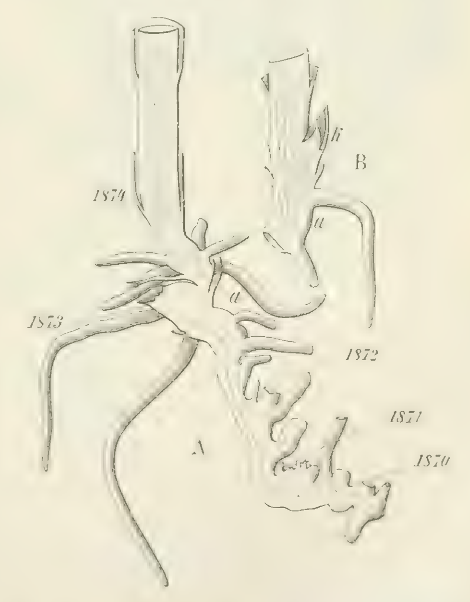


Fig. 491. Listera ovata. *A* schiefer sympodialer Katablast mit dem 1874er Obersprosse; rückwärts sind die Narben der abgestorbenen früheren Jahrgänge bezeichnet. Vom Katablast entspringen zahlreiche dicke Wurzeln. *B* zeigt die Axelknospe *k*, welche jedesmal den Katablast zur Seite sympodial weiter bildet und zugleich den nächstjährigen Oberspross erzeugt. Alles ist im Längsschnitt dargestellt.

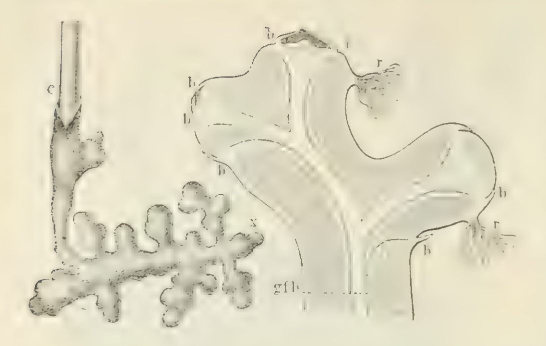


Fig. 492. Corallorhiza innata. Der korallenförmig verzweigte horizontale, wurzellose Katablast mit dem Oberspross *c*; *x* das älteste Ende. Rechts ein Stück im Durchschnitt, schwach vergrößert; *gfb* Gefäßbündel; die Knospen sind mit ganz kleinen schuppenförmigen Niederblättern *b* bedeckt; *r r* Büschel von Wurzelhaaren, die fehlenden Wurzeln ersetzend. Nach Schacht.

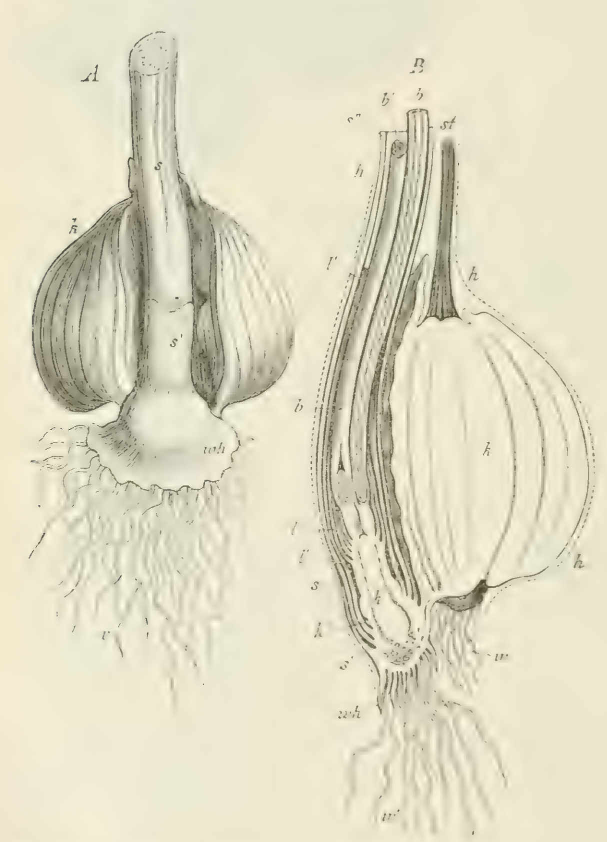


Fig. 493. Colchicum autumnale, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze. *A* von außen gesehen; *s'* und *s''* Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen Basis mit Wurzeln *w*, *k* Knollen. *B* Längsschnitt des vorigen; *hh* eine braune hautartige Blattscheide, welche alle unterirdischen Theile umhüllt; auf dem Knollen *k* steht der abgestorbene vorjährige Blüthenstengel *st*. Der Knollen dient als Reservestoffbehälter für den jetzt blühenden Stengel, welcher bei *b*, *b'* zwei Blüthen, die Laubblätter *l'*, *l''* und die Niederblätter *s*, *s'*, *s''* trägt, und dessen mittleres Stück *k'* im nächsten Jahre zum Knollen anschwillt, während der alte *k* verschwindet; dann entwickelt sich die Axelknospe *k''* zur neuen blühenden Axe. Nach Sachs.

c) Der Knollen (tuber). Der ganze Katablast oder ein Theil desselben wird knollenförmig unter voluminöser Entwickelung seines Grundgewebes, welches in diesem vergrößerten Zustande als Reservestoffbehälter dient. Gewöhnlich ist auch hier das Wachsthum des Katablast ein sympodiales, die Terminalknospe des Knollens wird zum Oberspross; eine Axelknospe des Knollens aber ist dazu bestimmt, Knollen und Oberspross des nächsten Jahrganges zu erzeugen, indem der Knollen jedes Jahres nach seiner Entleerung einschrumpft und abstirbt. Bei Crocus, Gladiolus, Ranunculus bulbosus besteht der Knollen aus einer Mehrzahl von verkürzten Internodien, und die Verjüngungsknospe bildet sich nahe dem oberen Ende des alten Knollens, so dass der jüngere über dem älteren erscheint. Bei Colchicum wird der Knollen von einem einzigen Internodium des Katablast gebildet, und die Axelknospe dieses Internodiums ist es, welche den

nächstjährigen Sproß erzeugt, der also seinen Knollen neben dem alten bildet (Fig. 493, S. 268). Die Niederblätter des Colchicum-Knollens sind scheidenförmige Schalen, wodurch derselbe äußerlich einer Zwiebel ähnlich wird. Uebrigens ist eine scharfe Grenze zwischen nicht knollenförmigem Katablast und Knollen nicht zu ziehen. Eine Mehrzahl von Knollen findet sich bei der Kartoffel und bei Helianthus tuberosus. Der Niederspross bildet hier verzweigte unterirdische Ausläufer, deren Terminal- und Axelknospen zu Knollen anschwellen (Fig. 494); bis auf diese Knollen stirbt jedes Jahr die ganze Pflanze ab. Jeder Kartoffelknollen hat also an dem einen Ende eine nabelartige Stelle, wo er am Niederspross festsaß; dieser gegenüber liegt die morphologische Spitze des Knollens; die Niederblätter sind nur an ganz jungen Knollen als unscheinbare Schüppchen erkennbar, später verlieren sie sich und es bleiben nur die in einer kleinen Grube sitzenden Axelknospen (Augen), aus denen im nächsten Jahre die neuen Triebe der Kartoffelpflanze sich entwickeln.



Fig. 494. Junge Pflanze von Solanum tuberosum mit Knollenbildung. Der Oberspross, der bei c beginnt, bildet grüne Laubblätter f; von c bis r die Hauptwurzel; ct Cotyledonen. Aus den Axeln der unteren Blätter entspringen die unterirdischen Ausläufer b, b', welche mit Niederblättern $\epsilon' c$ besetzt sind und Nebenwurzeln r' treiben, jedoch, wenn sie ans Licht kommen, auch zu Laubsprossen f' werden können. Die Enden der Ausläufer und ihrer Zweige schwellen zu den Knollen tb an; auch diese tragen kleine schuppenförmige Niederblätter $\epsilon' c'$, in deren Axeln die als Augen der Kartoffelknolle bezeichneten Knospen br sitzen. Das untere Bild zeigt eine solche zum Knollen werdende Anschwellung des Ausläufers im Längsschnitt, etwas vergrößert, um zu zeigen, dass die Knollenbildung auf einem entsprechenden Wachsthum des Markkörpers m des Sprosses beruht, f Gefäßbündel, g Endknospe, $b\,b$ Niederblätter.

d) Unterirdische Stöcke mit knollenförmigen Wurzeln. Die Reservestoffe werden nicht dem Katablast, sondern einer oder mehreren zu dem Zwecke knollenförmig vergrößerten Nebenwurzeln desselben anvertraut. Dann besitzt der Stock selbst eine sehr unbedeutende Entwickelung, aber er trägt einen oder mehrere sogenannte Wurzelknollen; die in der Regel in jedem Sommer entleert und abgestoßen und für das nächste Jahr durch neue ersetzt werden, wie bei Spiraea Filipendula, Ranunculus Ficaria, Hemerocallis und besonders bei den Orchis-

Arten (Fig. 495). Bei den letzteren findet man im Frühlinge zwei Wurzelknollen, von denen der eine aus dem vorigen Jahre stammt und noch nicht ganz ausgeleert ist, der andere für das nächste Jahr mehr oder minder schon fertig ist; eine Axelknospe an der Basis des diesjährigen Sprosses stellt den Anfang des nächstjährigen Sprosses dar, und unmittelbar unterhalb dieser Knospe wird eine Nebenwurzel getrieben, welche zum neuen Wurzelknollen erstarkt.

e) Die Zwiebel (bulbus), d. i. ein Katablast, wo die Reservestoffe weder dem Stengel noch den Wurzeln, sondern den Blättern anvertraut sind, welche daher

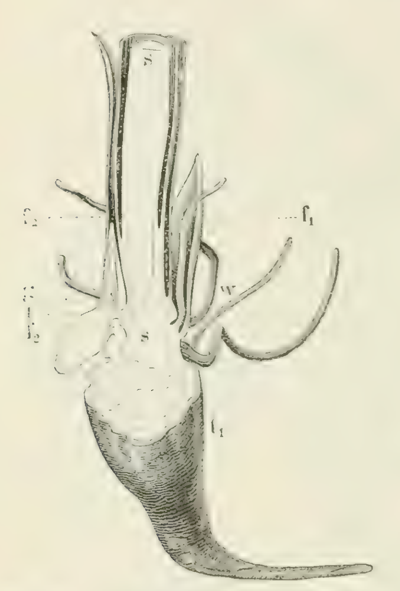


Fig. 495. Orchis latifolia, Bildung des Wurzelknollens; *ss* diesjähriger Stengel, der Länge nach durchschnitten, am Grunde der aus dem vorigen Jahre stammende, mit Reservestoffen erfüllte Wurzelknollen t_1 zur Hälfte; *w* nicht knollige Nebenwurzeln; f_1 f_2 scheidenförmige Niederblätter ;in der Axel von f_2 steht die Knospe *g*, aus welcher der nächstjährige Blüthenstengel wird; unterhalb derselben ist bereits eine Nebenwurzel entstanden, welche anzuschwellen beginnt, um den neuen Knollen *t* zu bilden, der bereits im Sommer fertig ist, wenn der alte Knollen *t* entleert ist.

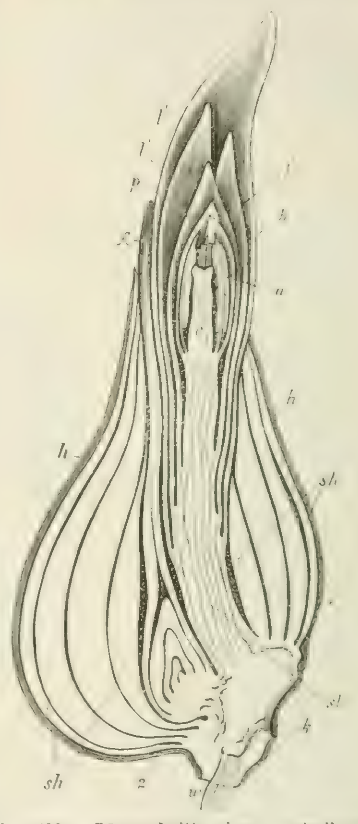


Fig. 496. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox; *h* die äußeren braunen Häute, *k* Zwiebelkuchen; *sl* der verlängerte die Laubblätter *l' l'* tragende Axentheil, der oben in die endständige Blüthe übergeht; *c* Fruchtknoten, *a* Antheren, *p* Perigon. *2* Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei *λ* die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen. Nach SACHS.

hier zu fleischigen, voluminösen Gebilden anschwellen und in ihrer Gesammtheit einen rundlichen Körper, die Zwiebel, darstellen. Diese ist also vom Knollen dadurch unterschieden, dass ihre Hauptmasse von Blättern, den sogenannten Nährblättern gebildet wird, das Caulom aber auf einen niedrigen, fast scheibenförmig verkürzten Theil im Grunde der Zwiebel reducirt ist, den sogenannten Zwiebelkuchen, auf welchem die Blätter der Zwiebel sitzen und von welchem nach unten die Nebenwurzeln ausgehen (Fig. 496, 497). Die Terminalknospe der Zwiebelaxe wird in der Regel zum

Oberspross; Axelknospen der Zwiebelblätter sorgen für die Verjüngung der Zwiebel, da in der Regel die Nährblätter und damit die ganze Zwiebel jedes Jahrganges hinfällig werden. Die Blätter der Zwiebel (Zwiebelschalen) sind meist von schuppen- oder scheidenförmiger Gestalt; die äußeren dünn und fest, zur schützenden Bedeckung dienend, die darauf folgenden sind die voluminösen Nährblätter, welche die Reservestoffe enthalten. Die Nährblätter sind theils reine Niederblätter, theils (stellen sie den Scheidentheil der Laubblätter dar; so folgen z. B. in der Zwiebel von Allium cepa, Tulipa, Fritillaria, Hyacinthus, Muscari, Scilla, Ornithogalum, Lilium candidum auf äußere laubblattlose Nährblätter solche, welche auf ihrer Spitze die grünen Blätter tragen (Fig. 497); bei Lilium martagon sind die Nährblätter alle laubblattlos. Bisweilen wird die ganze Zwiebel nur von einem einzigen Nährblatt gebildet,

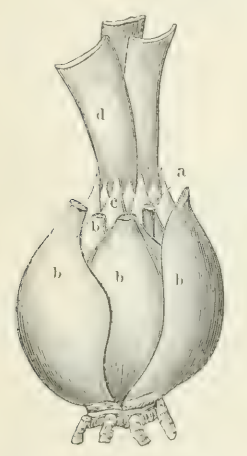


Fig. 497. Zwiebel von Lilium candidum. Die äußeren Schalen *b* sind die Basaltheile früherer Laubblätter, daher an der Spitze mit einer Narbe; *a* Rest des vorjährigen Blüthenstengels; *c* zugespitzte laubblattlose Schalen, also echte Niederblätter; *d* die heurigen Laubblätter, die auch zwiebelartig verdickte Basaltheile haben.

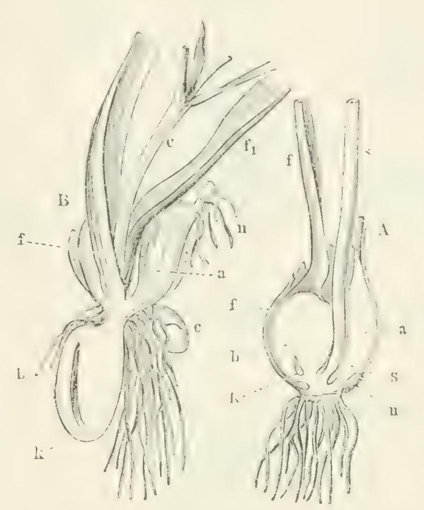


Fig. 498. Zwiebelbildung in der Gattung Gagea. *A* Gagea lutea, im Längsschnitt; *a* das im Einschrumpfen begriffene Nährblatt der vorjährigen Zwiebel, bei *n* der vorjährige Wurzelansatz der Zwiebelaxe; *s* der terminale Blüthenstengel, *f* sein einziges grundständiges Laubblatt, dessen Basis ein dickes Nährblatt *b* umfasst, welches allein die heurige Zwiebel ausmacht und ganz Niederblatt ist, nämlich das erste Blatt der Axelknospe *k* darstellt, die in der Basis dieses Blattes eingeschlossen ist und im nächsten Jahre den Blüthenstengel treibt. — *B* Gagea pratensis unterscheidet sich erstens darin, dass um den Blüthenstengel *c* wenigstens zwei grundständige Laubblätter (f und f_1) vorhanden sind, deren jedes eine Zwiebel in seiner Axel bildet (*b* und *c*), und zweitens darin, dass durch einseitig gefördertes Wachsthum die Basis der Laubblätter nach unten in einen Beutel ausgeweitet und zugleich die in der Axel sitzende Zwiebel in diesen Beutel versenkt wird, so dass auch die eingeschlossene Knospe *k* tief unter die mit den Wurzeln besetzte Basis der Hauptaxe hinabrückt; daher zeigt das einschrumpfende vorjährige Nährblatt *a* die Nebenwurzeln *n* am oberen, statt am unteren Ende.

wie bei Allium ursinum, wo dasselbe nach oben in ein Laubblatt sich fortsetzt, und bei der Gattung Gagea, wo es kein Laubblatt trägt, vielmehr das erste Niederblatt der Axelknospe eines Laubblattes darstellt, wie in Fig. 498 näher erläutert ist. Bei manchen Pflanzen findet sich ein gewöhnlicher kriechender Katablast, dessen End- und Seitenknospen zu eben so vielen, meist kleinen Zwiebeln entwickelt sind, wie z. B. bei Allium fallax und Saxifraga granulata (Fig. 499, S. 272).

f) Eine ganz ungewöhnliche Art der Sprossfolge zeigt die chlorophyll- und laubblattlose Monotropa Hypopitys, wie durch Schacht und Drude bekannt ist. Sie ist auch eine Staude, denn ein unterirdisch perennirendes Organ treibt alljährlich die blühenden Obersprosse, das ist aber eine bloße Wurzel, und zwar eine vielverzweigte Mykorhiza (I., S. 260). Diese erzeugt als eine adventive Bildung (S. 52) den Oberspross, der

dann nach der Fruchtreife jedes Jahr wieder abstirbt. Nach WARMING ist auch bei den Podostemaceen das unterirdisch perennirende Organ eine Wurzel, die hier plagiotrop kriechend wächst und die Obersprosse als endogene Bildungen erzeugt.

Bei der Sprossfolge der Stauden kommt auch die Laubblattregion in Frage. Der Oberspross hat entweder verlängerte Internodien, so dass also die Laubblätter an demselben entfernt von einander stehen. Oder er bildet verkürzte Internodien; die Laubblätter sind dann dicht über dem Boden zu einer Rosette oder einem Büschel vereinigt, sogenannte grundständige Blätter (früher ungenau Wurzelblätter genannt). Dabei können nun die End- und Axelknospen eines solchen Sprosses, die zu langgestreckten Trieben aufwachsen, entweder auch Laubblätter, die in Entfernungen übereinander stehen, tragen, ehe sie Blüthen bilden (viele Cruciferen, Campanula-, Gentiana-Arten etc.) oder laubblattlos sein und nur Hochblätter und Blüthen tragen, sogenannte Blüthenschäfte (Taraxacum, Bellis und viele andere Compositen, Primulaceen etc.). Bei vielen Stauden mit verzweigten Niedersprossen gehen die letzteren an der Bodenoberfläche in derartige Laubblattrosetten aus, die oft als solche überwintern und von denen viele nicht zur Bildung von Blüthen fortschreiten (Sempervivum, viele Arten von Sedum, Cerastium und anderen Gattungen verschiedener Familien, die besonders den Hochgebirgen angehören).

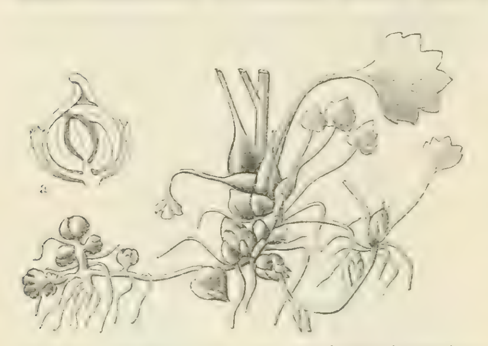


Fig. 499. Saxifraga granulata. Katablast mit Zwiebelbildung, indem die Niederblätter zu end- und seitenständigen Zwiebelchen anschwellen; bei a ein solches durchschnitten, um die fleischigen Blätter zu zeigen, aus denen es besteht.

§ 161. V. Metamorphe Stengel- und Blattformen. Bei der Mannigfaltigkeit der Lebensweise der Angiospermen sind manchmal gewisse Stengel oder Blätter zu ganz eigenartigen Zwecken ausgebildet und erscheinen daher als eigenthümlich gestaltete Organe. Die folgenden Bezeichnungen, die für dieselben gebräuchlich sind, bedeuten also nichts morphologisch Neues, sondern nur eine besondere Ausbildungsform eines Cauloms oder Phylloms.

1. Die Ranke (cirrhus), ein fadenförmiges Organ, welches in spiraligen Windungen fremde Gegenstände umschlingt und der Pflanze zum Anklammern dient (I., S. 457). Wenn ein Caulom zur Ranke wird, so ist die Blattbildung an ihm ganz unterdrückt; solche Stammranken sind durch ihre Stellung und ihren Ursprung an nicht rankenförmigen Sprossen meist leicht ihrer morphologischen Natur nach zu deuten; so bei Vitis, Ampelopsis, Passiflora. Bei Vitis, wo die Ranke dem Blatte gegenübersteht, fassen manche Botaniker den Spross als ein Sympodium auf, an welchem die terminale Ranke durch den erstarkenden Axelspross des Blattes zur Seite gedrängt wird, Andere sehen in dem Spross ein Monopodium und halten die Ranke für einen extraaxillären Spross. Blattranken dagegen sind Theile von Laubblättern, die z. B. bei Gloriosa die Laubspitzen sind, bei vielen Papilionaceen (Vicia, Pisum, Lathyrus) an Stelle des endständigen Foliolums stehen, bei Smilax umgewandelte Nebenblätter darstellen. Die Ranken der Cucurbitaceen sind verschiedenartig gedeutet worden; am wahrscheinlichsten ist die Auffassung GOEBEL's: Die Ranke von Cucurbita besteht aus einem Stiel und einer Anzahl am Gipfel desselben ausstrahlender Arme, welche in spiraliger Anordnung stehen. Der Rankenstiel ist eine Axe, jeder Rankenarm ein metamorphes Blatt.

2. Der Dorn (spina), ein lang konisch zugespitzter harter, verholzter, daher stechender Körper, welcher zur Wehr gegen thierische Angriffe dient. Meist gehören die Dornen zu den Stammorganen; so bei den Pomaceen, Amygdalaceen, Rhamnaceen, Gleditschia etc. Blattdornen finden sich z. B. bei Berberis, dornenförmige Nebenblätter hat Robinia. Bei Carduus, Cirsium etc. sind die großen Zähne der gewöhnlichen Laubblätter zu Dornen entwickelt.

3. Die als Insectenfallen functionirenden Organe insectenfangender Pflanzen (I., S. 561). Dazu gehören die Blasen (ampullae) von Utricularia, welche an fiederförmig verzweigten Seitengliedern sitzen. Pringsheim betrachtet die letzteren als verzweigte

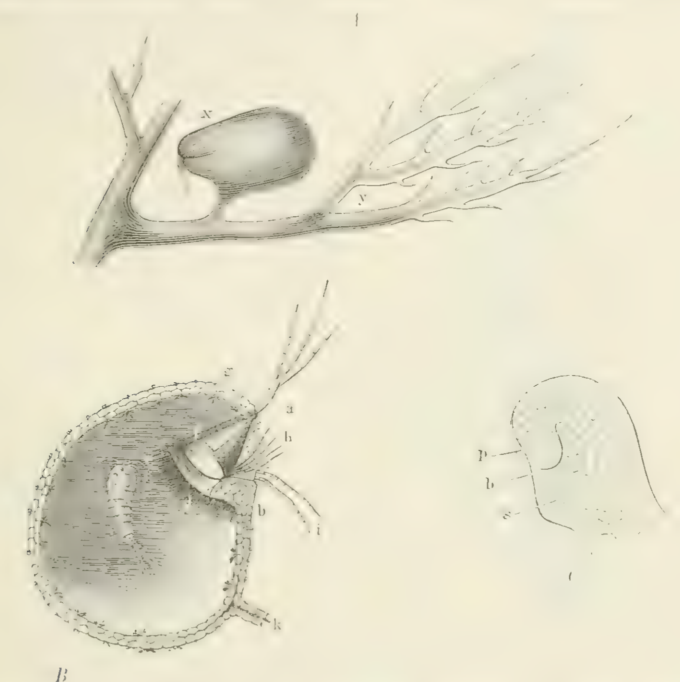


Fig. 500. Blasen von Utricularia vulgaris. *A* ein verzweigter Abschnitt *y* eines Blattes mit einer Blase *x*. *B* eine Blase der Länge nach durchschnitten, *g* ihre bauchige Wand, auf der Innenseite mit mehrarmigen Haaren; zwischen *a* und *b* die Mündung an der Ober- und Unterlippe mit Borstenhaaren *a* und *i*; *bc* eine Art starker Kinnlade, welche den unteren Theil der Mundhöhle begrenzt; *bc* der durchschnittene Vordertheil, *de* der an der Hinterwand der Blase angewachsene Theil; *f* der durchschnittene am oberen Theile der Mundhöhle angewachsene Gaumen mit nach außen gerichteten Borsten *h*; *k* Stiel der Blase. In der Blasenhöhle ein gefangener Cyclops. *C* Junges Entwickelungsstadium einer Blase; *p* der eingekrümmte Theil, der zum obern Theil der Blase wird, *b* der die Seitenwand derselben bildende Theil, *s* secundärer Auswuchs, der den untern Theil der Blase bildet. *A* 12fach, *B* 20fach, *C* 220fach vergrößert. *B* nach Cohn, *C* nach Pringsheim.

Sprosse mit zweireihig stehenden Blattorganen und hält daher auch die Blase für einen metamorphosirten Spross mit zwei seitlichen Blättern (vergl. die Erklärung von Fig. 500), während Goebel die blasentragenden Glieder für gefiederte Blätter und jede Blase für eine metamorphe Blattfieder erklärt. Der Blattschlauch oder die Kanne (ascidium) bei Nepenthes, Sarracenia, Cephalotus ist ein zu einem hohlen, mit einem Deckel versehenen Schlauche umgewandelter Theil eines rankenförmigen Fortsatzes auf der Spitze des Laubblattes (Fig. 501). Der Deckel ist das obere Ende der Blattlamina, und nach Goebel entsteht der Schlauch ebenso wie die Blase von Utricularia, indem auf der Innenseite der Blattanlage eine wallartige Wucherung auftritt, die allmählich sich erweitert und verlängert. Die Innenseite der Blase und der Kanne ist daher von Anfang an mit einer Epidermis ausgekleidet.

4. Hier ist auch die **Heterophyllie** bei den sogenannten verschiedenblättrigen heterophyllen Pflanzen zu erwähnen. Bei manchen Wasserpflanzen giebt es Laubblätter von zweierlei Beschaffenheit: die Luftblätter haben eine flächenförmige breite Lamina, die jenen vorausgehenden tiefer stehenden Wasserblätter sind lang bandförmig (Sagittaria) oder in viele haarförmig dünne Abschnitte verzweigt (Ranunculus aquatilis [Fig. 502], Nasturtium amphibium, Phellandrium aquaticum etc.).

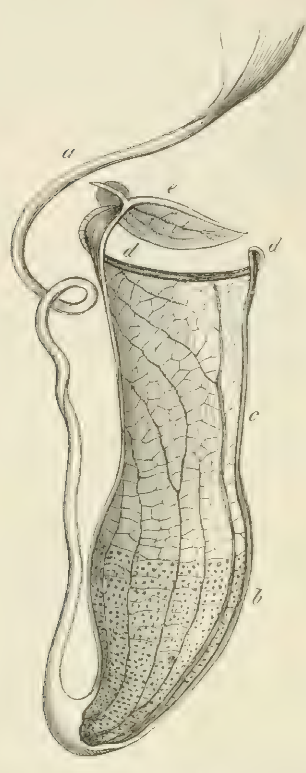


Fig. 501. Blattschlauch von Nepenthes. Die oben sichtbare Spitze des Blattes ist in eine Ranke *a* verlängert, deren Endtheil in einen hier der Länge nach halbirten Schlauch umgewandelt ist; *e* der auf dem Rande *d d* des Schlauches liegende Deckel, *c* oberer, *b* unterer mit den wasserabscheidenden Secernirungsdrüsen ausgestatteter Theil des Schlauches. Nach Sachs.



Fig. 502. Ranunculus aquatilis mit untergetauchten, in feine Zipfel zertheilten Blättern und oben mit gelappten Schwimmblättern.

§ 162. VI. **Die Wurzelbildung** der Angiospermen stimmt mit derjenigen der Gymnospermen insofern überein, als am Embryo eine Hauptwurzel immer wenigstens angelegt ist und auch oft, besonders bei vielen Dicotylen zu einer kräftigen Pfahlwurzel sich entwickelt, welche dann durch Seitenwurzeln sich meist hochgradig verzweigt; wenn sie bei Stauden die Aufspeicherung der Reservestoffe übernimmt, so wird sie mehr oder weniger rübenförmig (S. 266). Bei den meisten Monocotylen und vielen dicotylen Stauden wächst aber die Hauptwurzel nicht lange fort, sie geht früh verloren, und die Bewurzelung geschieht durch Nebenwurzeln, die in oft großer Anzahl aus dem Stamme, besonders aus dem Katablast entspringen (vergl. S. 266). Auch diese Nebenwurzeln bilden gewöhnlich ein hochgradiges Verzweigungssystem; nur bei Zwiebelpflanzen sind sie meist unverzweigt; als Reservestoffbehälter werden sie knollen-

förmig (S. 270). Selten wird die am Embryo zwar angelegte Wurzel überhaupt nicht weiter ausgebildet und die Pflanze erscheint wurzellos; dies ist nur bei einigen Wasserpflanzen der Fall, wo wegen der Lebensweise im Wasser eine besondere Wurzel physiologisch überflüssig geworden ist (Wolfia arrhiza, Aldrovandia, Myriophyllum, Ceratophyllum, Arten von Utricularia).

Abweichende Wurzelgebilde, die besonderen Functionen angepasst sind, kommen hier und da bei Angiospermen vor. Hierzu gehören die Luftwurzeln, die bei manchen Epiphyten und andern Gewächsen der Tropen auftreten: verhältnissmäßig dicke, nicht oder wenig verzweigte Wurzeln, die hauptsächlich durch ihr eigenthümliches Hautgewebe sich auszeichnen, welches I., S. 154 beschrieben wurde, wo zugleich die Function dieser Organe berührt worden ist. Ferner die Schwimmwurzeln der Jussiaea-Arten, die durch Umwandlung ihres Hautgewebes in Aërenchym (I., S. 166) als Schwimmorgane ausgebildet sind. Die in der Erde an der Seite der normalen Wurzeln auftretenden haubenlosen Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen weichen durch den Mangel der Wurzelhaube und das zeitig sistirte Längenwachsthum von den echten Wurzeln ab und sind nach Waage wahrscheinlich Aufspeicherungsorgane für Wasser, das von denselben in der Nähe der Bodenoberfläche aufgenommen wird. Die von Warming an den Wurzeln der Podostemaceen außer echten Wurzelhaaren aufgefundenen Haftorgane, Hapteren genannt, sind Gewebekörper, welche Wurzelhaare tragen, aber einen nackten Vegetationspunkt haben, nur aus Parenchym bestehen und exogen sich bilden und verzweigen und daher mehr zu den Emergenzen als zu echten Wurzeln zu rechnen sind. Bei der Podostemacee Dicraea übernehmen aber Wurzeln die Function von Blättern, indem der cylindrische oder sogar bandförmige Wurzelkörper in seinem anatomischen Baue sich mehr der Blattstructur nähert und Chlorophyll bildet, während die Blattbildung an den Sprossen mehr und mehr zurücktritt. Sehr auffallend sind die Reductionen und Eigenheiten der Wurzelbildung bei den phanerogamen Parasiten (vergl. I., S. 555). Die Haustorien, welche an den Wurzeln oder Stengeln dieser Gewächse vorkommen und in das Gewebe der Nährpflanzen eindringen, entstehen zwar, soweit bekannt, als Emergenzen aus dem Rindengewebe; immerhin können sie unter den weiteren Begriff von Wurzeln, wie wir ihn angenommen haben (S. 5), inbegriffen werden; und als äußerste Rückbildung der Wurzeln bei manchen dieser Parasiten treten bloße Myceliumfäden auf, wie bereits oben S. 258 beschrieben wurde. Dass auch mit der Umwandlung der Wurzeln in Mykorhizen gewisse Veränderungen der Wachsthums- und Formverhältnisse derselben verbunden sind, ist I., S. 259 ff. dargelegt worden. Als normale Organe eigenartiger Function sind auch die Mykodomatien zu erwähnen, welche regelmäßig an den Wurzeln gewisser Angiospermen vorkommen, nämlich die Wurzelanschwellungen der Erlen etc., die ihrer Entstehung nach wahrscheinlich metamorphosirte Wurzeln sind (I., S. 268), und die Wurzelknöllchen der Leguminosen, welche dagegen, wie ich gezeigt habe, aus dem Rindengewebe der Wurzel ihren Ursprung nehmen, also überhaupt nicht als metamorphosirte Wurzeln, sondern als Neubildungen, die den Gallen verwandt sind, zu gelten haben (I., S. 269).

§ 163. VII. **Vegetative Vermehrungsorgane.** Bei den Angiospermen wird Gelegenheit zu vegetativer Vermehrung vielfach durch Zertheilung des unterirdischen Stockes oder seiner Knollen, sowie durch Entnahme von Absenkern oder Stecklingen (I., S. 661) gegeben. Bisweilen geschieht es aber durch zu diesem Zwecke besonders bestimmte Organe, durch prädestinirte Vermehrungsknospen. Dahin gehören die mehrfach erwähnten blattbürtigen Adventivknospen bei Cardamine, Bryophyllum etc. und

besonders die Brutknospen (bulbilli), die manche Angiospermen regelmäßig an gewissen oberirdischen Theilen bilden (I., S. 661). Morphologisch sind dieselben meist Knospen, deren Niederblätter fleischig anschwellen, die also ein zwiebelartiges (S. 270) Gebilde darstellen. Sie stehen bei Lilium bulbiferum, Dentaria bulbifera etc. in den Axeln der Laubblätter, häufiger im Blüthenstande an der Stelle von Blüthen (Allium sativum, oleraceum etc., Fourcroya, Agave vivipara etc., Poa bulbosa und alpina, wo die Bulbillen schon in der Inflorescenz zu Sprossen auswachsen). Bei manchen Cyperaceen sind es ganze Aehrchen, bei Scirpus radicans die ganze Inflorescenz, welche verlauben und durchwachsen. Bei Polygonum viviparum sind die im unteren Theil der Aehre an Stelle von Blüthen stehenden Bulbillen nach EICHLER Knöllchen, denn sie bestehen der Hauptsache nach aus einem Stengeltheil, an dessen Spitze eine Blattknospe steht. In einigen Fällen bildet die Vermehrungsknospe, indem sie selbst im Wachsen stillsteht, eine Wurzel, welche knöllchenförmig anschwillt, so dass die Bulbille der Hauptsache nach aus einer Wurzel besteht; solche kommen bei Ranunculus Ficaria in den Axeln der Laubblätter, nach EICHLER bei Globba im Blüthenstande an der Stelle von Blüthen vor. Bulbillen mit besonderen Verbreitungseinrichtungen nämlich mit haarfeinen Spitzen oder Haken an den Blättern, wodurch sie leicht anhängen und abgerissen werden, hat HILDEBRAND von Gonatanthus und Remusatia beschrieben.

§ 164. VIII. **Die Gewebebildung** ähnelt derjenigen der Gymnospermen darin, dass die Fibrovasalstränge der Blätter sich direct als Blattspuren in den Stengel abwärts fortsetzen, welche wenigstens bei den Dicotylen auch in einem Kreise stehen und durch einen Cambiumring sich schließen, wodurch secundäres Dickenwachsthum zu Stande kommt; indessen ist der Verlauf und Bau der Fibrovasalstränge im Stamme bei Mono- und Dicotylen ungleich, worüber unten bei diesen Abtheilungen das Wichtigste bemerkt ist. Von den Gymnospermen aber sind die Angiospermen durch den Besitz echter Gefäße (I., S. 200) in den Fibrovasalsträngen besonders im secundären Holze unterschieden. Uebrigens kommen im Zusammenhange mit der verschiedenartigen Lebensweise der Angiospermen auch Pflanzen mit reducirten Fibrovasalsträngen vor, indem besonders bei den submersen Wasserpflanzen meist Xylem- und Gefäßbildung ganz unterdrückt ist (I., S. 192). Wie die Laubblätter in ihren Formen äußerst mannigfaltig sind, so sind sie es auch in ihrem anatomischen Baue, indem einerseits radiär gebaute, andererseits bilaterale Blätter, deren Mesophyll in vollkommenster Weise in Palissaden- und Schwammgewebe an der Ober- und Unterseite differenzirt ist, vorkommen — Verhältnisse, die in der Anatomie (I., S. 209) beschrieben sind. Ebenso mannigfaltig ist die auf dem Verlaufe der Gefäßbündel in der Lamina beruhende Nervatur der letzteren, worüber in der Anatomie S. 171 das Nähere zu finden ist. Vielfach besitzen die Angiospermen Secretionssysteme, die oft für ganze Familien charakteristisch sind, bald Milchsaftgefäße, bald inter-

cellulare Milchsaftkanäle, bald Oelkanäle oder Oeldrüsen, bald andere Secrete, wie Schleime, Schleimharze u. dergl. führende Intercellularkanäle (I., S. 212).

§ 165. IX. Auch in den **Ernährungsverhältnissen** herrscht bei den Angiospermen große Mannigfaltigkeit. Die meisten sind autotrophe Pflanzen (I., S. 527) mit Chlorophyll, also mit Kohlensäure-Assimilation; manche sind heterotrophe Pflanzen mit Mykorhizen (I, S. 259), bald mit, bald ohne Chlorophyll, wie die Cupuliferen, Betulaceen, Monotropaceen. Häufig kommt Parasitismus vor (Rafflesiaceen, Balanophoraceen, Cuscutaceen, Orobanchaceen, Loranthaceen, Santalaceen, Rhinanthaceen, I., S. 555). Auf Verdauung von Pilzen abzielende Mykorhizen und Mykodomatien (I., S. 264—274, 559) haben die Orchidaceen, Ericaceen, Epacridaceen, Empetraceen, Leguminosen etc. Insektenverdauung (I., S. 561) findet sich bei Droseraceen, Nepenthaceen, Sarraceniaceen, Utriculariaceen.

Literatur über die Vegetationsorgane der Angiospermen. Außer der S. 43 u. 53 angegebenen Literatur HENRY, Zur Kenntniss der Laubknospen. Nova Acta Acad. Leop. Carol. XIX. 1. u. 2.; XXI. 1.; XXII. 1; — DÖLL, Erklärung der Laubknospen der Amentaceen. Frankf. a. M. 1848. — WYDLER, Die Knospenlage. Berner Mittheilungen. November 1850. — IRMISCH, Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853 und Botan. Zeitg. 1855. — Beiträge zur Morphologie der Pflanzen. Halle 1854, 1856. — A. BRAUN, Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851. — SCHACHT, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. Berlin 1859. — Der Baum. Berlin 1853. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Berlin 1854. — Beitrag zur Entwickelungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. Flora 1853. — HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. — ASKENASY, Botan. morpholog. Studien. Frankfurt 1872. — DRUDE, Biologie von Monotropa u. Neottia. Göttingen 1873. — KOCH, Entwickelungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887. — Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1889 und 1891. — PRINGSHEIM, Zur Morphologie der Utricularien. Monatsber. d. Berliner Akad. Febr. 1869. — EICHLER, Inflorescenzbulbillen. Jahrb. b. botan. Gartens. Berlin I. 1881. pag. 171. — GOEBEL, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. des Blattes. Botan. Zeitg. 1880. — Der Aufbau von Utricularia. Flora 1889. pag. 191. — HILDEBRAND, Verbreitungseinrichtungen an Brutknospen etc. Ber. d. deutsch. bot. Ges. I. S. XXIV. — WARMING, Podostemaceae. Vidensk. Selskabs Skrifter 6. Räkke. Kopenhagen 1881 und 1882. — DINGLER, Die Flachsprosse der Phanerogamen. München 1885. — DIETZ, Knospenlage der Laubblätter. Flora 1887. pag. 483. — NIELSSON, Dicotyle Erdstämme. Acta Lund. XXI. 1885. — E. SCHMIDT, Beitrag zur Kenntniss der Hochblätter. Berlin 1889. — KLEIN und SZABO, Flora 1880. Nr. 10. — WAAGE, Haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1891. pag. 192.

2. Kapitel.

Fortpflanzungsorgane.

§ 166. I. **Blüthenstand (Inflorescenz).** Wenn der mit Laubblättern versehene Spross unter Uebergang in die Hochblattregion (S. 263) selbst mit einer einzigen Blüthe endigt, oder wenn sich ein Axelspross der Laubblätter sofort zur Blüthe entwickelt, so spricht man von Einzelblüthen, im ersten Falle von einer endständigen oder terminalen Blüthe (z. B.

Tulipa, Leucojum und viele andere Liliifloren, Anemone, Ranunculus und andere Ranunculaceen), im zweiten von seitlichen Blüthen (z. B. Anagallis, Lysimachia). Die Axe, welche eine Blüthe auf ihrer Spitze trägt, wird Blüthenstiel (pedunculus) genannt. Bei den meisten Angiospermen ist ein Axensystem mit mehreren Blüthen vorhanden, worin also auch nur die Hochblattformation vertreten ist, und welches als Blüthenstand bezeichnet wird. Dieser ist von dem vegetativen Axensystem meist scharf abgegrenzt und nimmt verschiedene eigenthümliche Formen an, die einer besonderen Benennung bedürfen. In Bezug auf den Laubspross, dem sie entstammen, sind auch die Inflorescenzen entweder terminal oder seitlich. Die Blüthenstände zerfallen in folgende Abtheilungen:

I. Racemöse Inflorescenzen. Eine und dieselbe Axe, die Hauptaxe oder Spindel, erzeugt in monopodialer Verzweigung und in acropetaler Anordnung mehr oder minder zahlreiche Seitensprosse, deren Entwickelungsfähigkeit geringer oder doch nicht größer als diejenige des über ihrer Insertion liegenden Theils der Hauptaxe ist.

a) Aehrige Blüthenstände, d. s. zweiaxige, indem die Seitenaxen erster Ordnung sich nicht weiter verzweigen und sämmtlich Blüthenaxen sind, wobei die Spindel selbst mit oder ohne Blüthe endigen kann.

α) mit verlängerter Spindel:

1. Die Aehre (spica): Seitenaxen verkürzt, also Blüthen sitzend, Spindel dünn (z. B. Plantago, das sogenannte Aehrchen der Gramineen und Cyperaceen). Aehren mit schlaffen hängenden Spindeln heißen Kätzchen (amentum) wie bei den Cupuliferen, Betulaceen, Salicaceen etc. (Fig. 510 S. 284).

2. Der Blüthenkolben (spadix), ebenso, aber Spindel dick fleischig, meist von einem langen Scheidenblatt (spatha) umhüllt (Aroideen, Fig. 503).

3. Die Traube (racemus): Seitenaxen verlängert, also Blüthen gestielt. Die meisten Trauben sind radiär, d. h. die Hauptaxe ist ringsum gleich ausgebildet und mit Blüthen besetzt (Berberis, viele Ribes-Arten, die Cruciferen etc.). Was man Doldentraube oder Ebenstrauß (corymbus) nennt, unterscheidet sich nur dadurch, dass die unteren Blüthenstiele am längsten sind, so dass alle Blüthen ungefähr in einer Ebene stehen. Es giebt aber auch dorsiventrale Trauben, wo die Hauptaxe eine Rücken- und Bauchseite unterscheiden lässt und nur an der ersteren mit Blüthen bekleidet, an ihrem Ende auch meist so schneckenförmig eingerollt ist, dass die Bauchseite concav ist. Man hat diese besonders für die Boraginaceen charakteristische, aber z. B. auch bei Vicia Cracca und anderen Papilionaceen vorkommende Blüthenstandsform früher allgemein zu den Wickeln (S. 281) gerechnet, bis Kraus und Goebel auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Beobachtungen sie für monopodiale, jedoch dorsiventrale (S. 18)

Fig. 503. Arum maculatum. A der mit der Spatha umgebene Kolben, etwas verkleinert. B derselbe ohne die Spatha, welche bei s abgeschnitten worden ist; f weibliche Blüthen, x rudimentäre weibliche Blüthen, a männliche Blüthen, y rudimentäre Blüthen, darüber der nackte keulenförmige obere Theil des Kolbens.

Sprosssysteme erklärten; die eingerollte Hauptaxe bringt in acropetaler Folge auf ihrer Rückenseite zwei Reihen von Blüthen hervor (Fig. 255, S. 34) und trägt an ihren Flanken je eine Reihe Deckblätter, welche so gestellt sind, dass sich unterhalb jeder Blüthe ein Blatt befindet und also die Blüthen nicht als axillare Bildungen aufgefasst werden können. Neuerdings hat jedoch SCHUMANN wieder die Wickelnatur der Boraginaceeninflorescenz geltend zu machen gesucht und die Dorsiventralität derselben für eine secundäre Erscheinung erklärt.

β) mit verkürzter Spindel:

4. Das Köpfchen (capitulum): Seitenaxen ebenfalls verkürzt, also Blüthen dicht gedrängt auf der Spindel sitzend. Letztere ist entweder halbkugelig oder konisch (Compositen, Dipsaceen etc.), oder ganz flach kuchenförmig (Dorstenia), oder selbst ausgehöhlt, sodass die mit Blüthen besetzte Fläche in die Axe versenkt wird (Ficus Fig. 505).

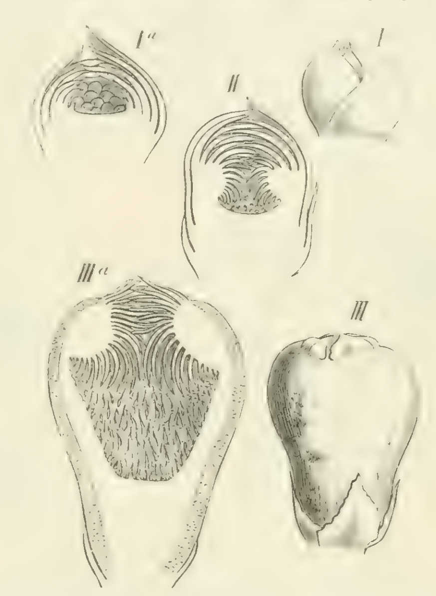




Fig. 504. Anthemis arvensis. *A* Stengel mit einem Köpfchen, *r* Strahlen-, *d* Scheibenblüthen. *B* konische Axe des Köpfchens, von welcher die Blüthen und die Deckblätter bis auf eins *p* entfernt und die Involucralblätter *i* abgeschnitten sind. *C* eine der weiblichen Strahlblüthen und *D* eine der zwitterigen Scheibenblüthen vergrößert.

Fig. 505. Entwickelung der Feige (Blüthenstand von Ficus carica). *I* junger von Schuppenblättern bedeckter Zustand, in *Ia* der Länge nach durchschnitten, zeigt den Scheitel der Axe noch beinahe eben, bei *II* schon durch einen blättertragenden Ringwulst überwallt. *III* späterer Zustand, derselbe in *IIIa* im Längsschnitt; die Axe ist urnenförmig vertieft, der Scheitelpunkt liegt am tiefsten Grunde der Höhlung, die Innenseite trägt zahlreiche Blüthen. Nach PAYER.

5. Die Dolde oder der Schirm (umbella): Seitenaxen verlängert, also Blüthen auf ziemlich gleichlangen Stielen, welche sich strahlenartig ausbreiten (Butomus umbellatus, Hedera Helix).

b) Rispige Blüthenstände, d. s. drei- oder mehraxige, indem die Seitenaxen erster Ordnung sich wieder verzweigen und Spindeln zweiter und höherer Ordnung entstehen. Gewöhnlich nehmen Stärke und Verzweigungsgrad von unten nach oben ab.

α) mit verlängerten Spindeln:

6. Die zusammengesetzte Aehre: Die Hauptspindel trägt sitzende secundäre Spindeln, an welchen die Blüthen ährenförmig angeordnet sind (Triticum, Secale, wo die sogen. Aehre die Aehrchen trägt).

7. Die zusammengesetzte Traube oder echte Rispe: die secundären Spindeln oder deren weitere Verzweigungen tragen gestielte Blüthen (Vitis vinifera,

Crambe u. a. Cruciferen). Sind die Seitenaxen mehr verkürzt, so entsteht eine zusammengezogene sog. ährenförmige Rispe (Alopecurus).

β) mit verkürzten Spindeln:

8. Die zusammengesetzte Dolde: jede der secundären Axen der Dolde trägt ein secundäres Döldchen (umbellula), wie bei der Mehrzahl der Umbelliferen.

II. Cymöse Inflorescenzen. Unmittelbar unter der auf der Hauptaxe stehenden ersten, also ältesten Blüthe entstehen Seitenaxen, und jeder subflorale Spross schließt ebenfalls mit einer Blüthe ab und erzeugt wiederum einen oder mehrere subflore Sprosse, die auch wieder mit Blüthe abschließen und das System in ähnlicher Weise fortsetzen, wobei also die Entwickelung jedes Seitensprosses kräftiger als die seiner Mutteraxe oberhalb seiner Insertion ist (Fig. 506). Es kommen hier die schon in der allgemeinen Morphologie im Principe erläuterten Verzweigungsformen (S. 25) in Anwendung.

a) Cymöse Blüthenstände ohne Sympodium: unter jeder Blüthe der Inflorescenz entwickeln sich zwei oder mehr subflorale Sprosse mit Endblüthe, aus deren subfloralen Sprossen weiterer Ordnung sich das System fortbaut. Hierher gehören



Fig. 506. Dichasium von Cerastium triviale.

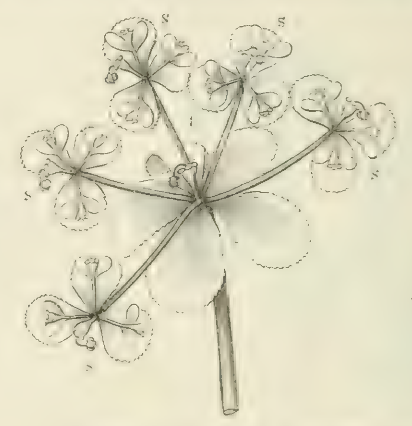


Fig. 507. Polychasium von Euphorbia helioscopia. Neben der Endblüthe *t* stehen ringsum 5 Seitenaxen über je einem Deckblatte; jede derselben endigt wieder mit einer Endblüthe *s*, um welche je 3 Seitenaxen und je 3 Deckblättchen stehen.

9. das Dichasium: jeder mit einer Blüthe endigende Spross der Inflorescenz erzeugt zwei opponirte Seitensprosse, die mit Blüthe abschließen, nachdem sie wieder ein Paar subfloraler Sprosse erzeugt haben u. s. w. Dieser Blüthenstand besteht daher, wenn er einfach bleibt, aus drei Blüthen, einer endständigen, welche zuerst aufblüht, und den beiden seitlichen, welche sich später entfalten. Meist geht das Dichasium in höhere Verzweigungsgrade über, so dass das ganze System wie aus Gabelungen zusammengesetzt scheint, zumal dann, wenn die älteren Blüthen bereits abgefallen sind. Für die Caryophyllaceen ist diese Form besonders charakteristisch (Fig. 506). Sind die Axen verkürzt, so entstehen Formen, die man als Blüthenbüschel (z. B. bei Dianthus) und Blüthenknäuel (Chenopodium, Beta, Herniaria etc. bezeichnet.

10. Das Polychasium, die Trugdolde (cyma) oder cymöse Dolde: von dem Dichasium nur dadurch unterschieden, dass unterhalb jeder Blüthe drei oder mehr in einem Quirle stehende gleichstarke subflorale Sprosse erzeugt werden. Das ganze System sieht daher im Habitus einer Dolde ähnlich. Sehr klare Beispiele bieten die Euphorbien (Fig. 507).

11. Die Spirre (anthela): eigentlich ein Polychasium, wo jedoch die subfloralen Sprosse nicht in gleicher Höhe, sondern nach Art einer Traube in verschiedenen

Höhen entspringen und auch unter sich nicht gleichstark sind, sondern in der Regel von unten nach oben an Stärke und Verzweigungsgrad abnehmen, so dass das ganze System keinen bestimmten Gesammtumriss zeigt. Die Spirre findet sich besonders bei den Juncaceen (Fig. 508), auch bei Spiraea Filipendula und ulmaria.

b) Cymöse Blüthenstände mit Sympodium: an jedem mit einer Blüthe abschließenden Spross wird immer nur ein subfloraler Seitenspross erzeugt, ein Verhalten, welches sich durch mehrere Sprossgenerationen wiederholt. Die unter den aufeinanderfolgenden Auszweigungen gelegenen Fußstücke der Axen bilden also ein Sympodium (S. 25); sie legen sich mehr oder minder in eine Flucht und verdicken sich stärker als die Blüthenstiele, welche scheinbar als seitliche Sprossungen daraus hervortreten. Das Sympodium ähnelt daher einer Aehre oder Traube, von der es aber leicht zu unterscheiden ist, wenn Deckblätter vorhanden sind, denn diese stehen dann scheinbar den Blüthen opponirt oder sind auch durch Verschiebung anders gestellt. Hieher gehören:



Fig. 508. Spirre von Luzula albida. Die Seitenaxen *a*, *b*, *c*, *d*, *e* sind stärker entwickelt als die Hauptaxe, welche mit der Gipfelblüthe *t* abschließt.

12. die Schraubel (bostryx oder helicoide unipare Cyma): jeder folgende Spross weicht immer nach derselben Seite hin von seinem Vorgänger ab, so dass alle Verzweigungen in einer und derselben Ebene liegen (Fig. 509 *C, D*). Diese Form kann nur bei Monocotylen vorkommen, weil nur bei diesen die Blätter und Verzweigungen der Seitensprosse median zur relativen Abstammungsaxe stehen. Beispiele finden sich z. B. bei Hemerocallis und an den Zweigen der Spirre bei Juncus bufonius.

13. Der Wickel (cicinnus oder scorpioide unipare Cyma): von den aufeinander folgenden Auszweigungen tritt abwechselnd je ein Spross rechts, je einer links von

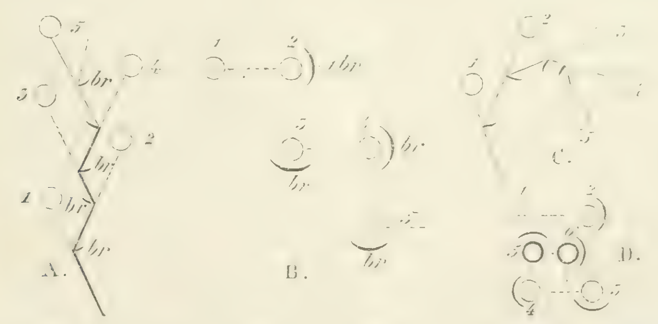


Fig. 509. Schematische Darstellung von Wickel und Schraubel im Aufriss und Grundriss. *A* Grundriss des Wickels, jeder Spross endigt mit Blüthe und bringt abwechselnd nach rechts (*1*) und nach links (*2*) einen Axelspross hervor. *B* Grundriss des Wickels. *C* Aufriss und *D* Grundriss der Schraubel. *br* Deckblätter. Nach GOEBEL.

der Mediane seines Muttersprosses auf (Fig. 509 *A, B*), so dass das Sympodium zwei Reihen von Blüthenstielen trägt. Dahin gehören Drosera, Helianthemum, Scilla bifolia, Gladiolus und die Zweige des Polychasiums bei Sedum, Sempervivum und anderen

Crassulaceen. Die früher hierher gerechneten Inflorescenzen der Boraginaceen haben wir oben bei den dorsiventralen Trauben erwähnt (S. 278).

Wie schon aus dem Gesagten folgt, können in einem aus mehreren Sprossgenerationen aufgebauten Blüthenstande verschiedene der hier erläuterten Formen auftreten und gemischte Inflorescenzen erzeugen. So z. B. bei den Gramineen, wo die Blüthenstände letzter Ordnung immer Aehrchen sind; diese sind nicht immer zu einer Aehre vereinigt, sondern häufiger zu einer Rispe (Poa, Agrostis etc.) oder zu einer Traube (Melica nutans, Bromus racemosus). Bei den Compositen, wo die Blüthenstände letzter Ordnung Köpfchen sind, stehen diese bald in einer Rispe (Artemisia), bald in einer Traube (Petasites), bald in einer cymösen Inflorescenz (Hieracium etc.). Bei den Labiaten sind opponirte Cymen zu einer Traube oder Aehre vereinigt.

Deckblätter und Vorblätter. Die an den Axen der Inflorescenzen stehenden Blätter haben wir oben als Hochblätter (S. 263) charakterisirt. Sie sind in der Regel kleiner und einfacher gestaltet als die Laubblätter, bisweilen nicht einmal grün, sondern bunt oder gar nicht gefärbt. Diejenigen, welche die Stützblätter sind, aus deren Axeln die Zweige des Blüthenstandes, beziehendlich die Blüthenstiele entspringen, heißen Deckblätter oder Brakteen; übrigens werden sie in manchen Familien hergebrachter Weise auch noch mit besonderen Ausdrücken belegt. Bezüglich des Verhältnisses des Deckblattes zu dem in seiner Axel stehenden Blüthenspross machen sich mancherlei Abweichungen von gewöhnlichen morphologischen Regeln bemerklich. Erstens in Bezug auf die Entwickelungszeit: wenn die Braktee regelrecht früher angelegt ist, als ihr Axillarspross, so eilt ihre Bildung doch derjenigen des letzteren wenig voraus, oft werden die Axelsprosse unmittelbar nach ihren Stützblättern, manchmal sogar gleichzeitig mit diesen angelegt (Gramineen, Trifolium, Cytisus, Orchis etc.), ja der Axelspross kann eher entstehen als sein Deckblatt, und dann erreicht das letztere nur schwache Entwickelung, es erscheint rudimentär (manche Cruciferen, Umbelliferen, Valeriana, Asclepiadaceen etc.); oder endlich die Deckblätter fehlen ganz, wie in den Trauben der meisten Cruciferen (Fig. 259 S. 37), in den Köpfchen vieler Compositen, bei Papilionaceen, Boraginaceen, Solanaceen, Cucurbitaceen etc. Zweitens sitzt die Blüthe nicht immer genau in der Axel ihres Deckblattes, oft entspringt sie aus dem Grunde des letzteren, und wenn das Deckblatt später als der Axelspross (die Blüthe) angelegt wird, so kann es aus diesem selbst entspringen, also gewissermaßen als das erste unterste Blatt des Seitensprosses erscheinen; so z. B. nach Warming bei Anthemis, Sisymbrium, Umbelliferen etc. Wenn nachträglich noch der dem Axelspross und dem Deckblatt gemeinsame Basaltheil durch Streckung sich verlängert, so erscheint im ausgebildeten Zustande das Deckblatt mehr oder minder hoch am Axelspross hinaufgerückt, wie bei Thesium, Samolus, bei Boraginaceen, Solanaceen, Crassulaceen und besonders bei der großen Braktee der Inflorescenz von Tilia. — Diejenigen Hochblätter, welche bisweilen an der Basis einer Inflorescenz oder an Blüthenstielen stehen, aber keine Axelsprosse tragen, werden Vorblätter genannt. Bei den Monokotylen, wo Blattstellung und Verzweigung gewöhnlich in die Mediane des Tragblattes fallen; steht das Vorblatt meist auf der der Abstammungsaxe zugekehrten (Rücken-) Seite des Sprosses, es wird deshalb als adossirt bezeichnet; bei den Dikotylen giebt es gewöhnlich zwei Vorblätter, welche transversal, d. h. rechts und links stehen; doch giebt es davon auch Ausnahmen. Mannigfaltige Hochblattbildungen kommen als Umhüllungen ganzer Blüthenstände oder einzelner Blüthen vor und führen je nach Familien besondere Namen. Die Spatha ist ein einziges scheidenförmiges Hochblatt welches den ganzen Kolben der Aroideen umhüllt. Umgiebt sich eine Inflorescenz oder eine Einzelblüthe mit einem eigenthümlich ausgebildeten Quirl von Hochblättern, so wird diese Hülle Involucrum, mitunter wohl auch Hüllkelch, Außenkelch oder Calyculus genannt. Von Blüthenständen gehören hierher die Köpfchen der Compositen und Dipsaceen, die Dolden der Umbelliferen, wo die Döldchen oft eine ähnliche, dann Involucellum genannte Hülle besitzen. Einzelblüthen mit Involucrum finden sich bei Anemone, bei Malvaceen; bei den Dipsaceen ist jede der

kleinen zu einem Köpfchen vereinigten Blüthen noch von einem Calyculus von der Form eines häutigen Sackes umgeben. Die napf- oder becherförmige, außen oft mit schuppen- oder stachelförmigen Emergenzen bedeckte Hülle der weiblichen Blüthen der Cupuliferen, welche als Cupula bezeichnet wird, ist wohl richtiger eine schüsselförmige Wucherung der Axe, als ein aus verwachsenen Hochblättern bestehendes Gebilde.

Literatur. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig 1867. pag. 599. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. § 7. — Kaufmann, Botan. Zeitg. 1869. Nr. 886. — Kraus, Sitzungsber. d. medic.-phys. Societät in Erlangen. 5. Dec. 1870. — Warming, Recherches sur la ramification des Phanérogames. Kopenhagen 1872. — Buchenau, Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. IV. pag. 393. — Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg II. 3. H. — Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Berichte d. deutsch. bot. Ges. VII. 1889. pag. 53.

§ 167. II. **Die Blüthe (flos).** Die Geschlechtsorgane der Angiospermen sammt den eigenthümlichen Blattgebilden, welche dieselben meist unmittelbar umhüllen und mit ihnen an einer gemeinsamen Axe sitzen, machen zusammen mit dieser Axe eine Blüthe aus. Jede Blüthe besteht also aus der Blüthenaxe, auch Blüthenboden oder Torus genannt, und aus den Blüthenblättern. Die Blüthenaxe bleibt meist sehr kurz, Internodien sind an ihr gewöhnlich nicht zu unterscheiden, und regelmäßig hört das Scheitelwachsthum der Axe mit der Blüthenbildung auf. Die Blüthenblätter stehen daher meist dicht zusammengedrängt, rosettenartig, bald schraubig, bald quirlig geordnet. Uebrigens ist eine scharfe Abgrenzung zwischen Axe und Blatt in den Blüthen vielfach unthunlich und der Natur widersprechend, wie oben S. 11 auseinandergesetzt wurde. Die Blüthe ist also nichts morphologisch Neues an der Pflanze, sondern ein modificirter, den Sexualzwecken dienender Spross.

An einer vollständigen Blüthe, d. h. an einer solchen, an welcher alle möglichen Theile einer Blüthe vertreten sind, unterscheiden wir folgende Arten von Blüthenblättern, und zwar in der Reihenfolge von unten nach oben, resp. von außen nach innen: 1) die Blüthenhülle, d. s. sterile, d. h. keine Geschlechtsorgane tragende Blattgebilde, welche in einem oder mehreren Kreisen oder Cyklen die in der Mitte der Blüthe stehenden Geschlechtsorgane umgeben, 2) das Andröceum, oder die Gesammtheit der die Mikrosporen erzeugenden Sporophylle oder männlichen Geschlechtsorgane, der sogenannten Staubblätter, 3) das Gynäceum oder diejenigen Blattgebilde, welche die Samenknospen tragen oder unmittelbar umgeben, die sogenannten Carpelle. Wenn beiderlei Geschlechtsorgane in einer Blüthe vorhanden sind, so nimmt das Andröceum stets die tiefere Stelle an der Blüthenaxe ein, es entspringt unterhalb des Gynäceums, umgiebt also das letztere, während dieses das eigentliche Centrum der Blüthe einnimmt. Eine solche Blüthe heißt zwitterig (hermaphroditisch), und dies ist das vorherrschende Verhältniss bei den Angiospermen. Sehr häufig kommen aber auch eingeschlechtige oder diklinische Blüthen vor, wobei man also männliche und weibliche Blüthen zu unterscheiden hat. Sind die eingeschlechtigen Blüthen auf einem Exemplar

der Pflanze zu finden, so ist diese einhäusig oder monöcisch (Cupuliferen, Fig. 510 und 511, Aroideen, Zea, Carex etc.), sind sie auf verschiedene Exemplare vertheilt, so ist diese Pflanzenspecies zweihäusig oder diöcisch (Salicaceen, Cannabis, Humulus). Die männlichen Blüthen sind von den weiblichen zuweilen wesentlich verschieden (Cupuliferen, Cannabis etc.), meist aber kommt die Diklinie nur durch den Abortus des Andröceums der einen, des Gynäceums der anderen Blüthen zu Stande, die übrigens nach demselben Typus gebaut sind; in solchen Fällen kommt es dann auch vor, dass neben den männlichen und weiblichen Blüthen auch noch hermaphroditische sich ausbilden, dann heißen die Pflanzen polygam (Fraxinus excelsior, Acer etc.).



Fig. 510. Betula alba. Hängender Zweig mit 2 männlichen Kätzchen (♂) am Ende und 2 weiblichen Kätzchen (♀) auf kurzen, laubblättertragenden Seitenzweigen. Nach ENGLER-PRANTL.



Fig. 511. Die Blüthen der männlichen und weiblichen Kätzchen von Betula alba in aufrechter Stellung. *1* und *2* vom männlichen, *3*—*5* vom weiblichen Kätzchen; *1* von außen gesehen, *2* und *3* von innen gesehen. *d* das Deckblatt, welches am männlichen Kätzchen etwas schildförmig und gestielt ist; daher in *2* bei *s* der Stiel sichtbar. *v v* die zwei Vorblätter hinter dem Deckblatte. Hinter jedem Deckblatte stehen drei Blüthen: in *2* sind dies drei männliche Blüthen mit je einem Perigon *p p p* und den dahinter stehenden Staubgefäßen; in *3* sind dies drei weibliche Blüthen mit je zwei großen Narben; das Perigon ist mit dem Fruchtknoten vereint, daher undeutlich. *4* das Deckblatt des Fruchtkätzchens, dreilappig, weil die zwei größer gewordenen Vorblätter mit ihm verwachsen sind; dahinter *5* die drei aus den Fruchtknoten entstandenen geflügelten Nüsschen. *4* und *5* etwas schwächer vergrößert als *1*—*3*.

Wir betrachten nun die einzelnen Theile der Blüthen für sich.

I. Die Blüthenaxe, der Blüthenboden oder Torus. Wie schon erwähnt, stellt die Blüthenaxe in der Regel ein ganz kurzes Axenstück dar, dessen Scheitel im Centrum der Blüthe verborgen ist. Der Raum für die Insertion der verschiedenen Blüthenblätter wird daher oft durch eine entsprechende Verbreiterung der Blüthenaxe gewonnen; letztere schwillt dann mehr oder weniger keulig an, bekommt aber oft noch ganz andere Formen. Freilich ist es, wie schon hervorgehoben, in diesen Fällen meist nicht mehr möglich mit Sicherheit abzugrenzen, was noch Axe und was Blatt wäre. Es ist darum gut, um die hier in Betracht kommenden Gestaltungsverhältnisse bezeichnen zu können, den Ausdruck Blüthenboden etwa für alles das zu benutzen, was den gemeinsamen Träger der einzelnen Blattgebilde der Blüthe vorstellt, ohne damit über die Axen- oder Blattnatur des Gebildes ein Urtheil aussprechen zu wollen. So aufgefasst erscheint der Blüthenboden sehr oft tellerartig flach und oft sogar becherförmig ausgehöhlt, derart, dass der Scheitel der Blüthenaxe den tiefsten Punkt der Höhlung einnimmt. Im letzteren Falle umschließt die so gebildete Schüssel oder der Becher das in der Mitte der Blüthe stehende Gynäceum, während er auf seinem Rande die übrigen Blüthenblätter trägt (Fig. 512); für dieses Verhältniss ist der Ausdruck p e r i g y n gebräuchlich. Wenn der Blüthenboden becherförmig wird, kann er aber auch selbst an der Bildung der Fruchtknotenhöhlung sich betheiligen. Bei dieser Versenkung des Gynäceums in den Blüthenboden bildet sich ein sogenannter unterständiger Fruchtknoten, weil die Blüthenblätter alle auf dem oberen Ende des letzteren entspringen, was man e p i g y n nennt (Fig. 513). Hier sind nämlich auch die Carpelle am Rande des becherförmigen Blüthenbodens inserirt, sie bilden nur den oberen Verschluss der Fruchtknotenhöhle sowie die darüber stehenden Griffel. Bleibt der Blüthenboden genau cylindrisch, so dass jeder Blüthenblattkreis unterhalb des nächstfolgenden entspringt, so hat man das als h y p o g y n bezeichnete Verhältniss. Nur hin und wieder sind einzelne Axenglieder innerhalb der Blüthe stärker verlängert, wie bei Lychnis zwischen Kelch und Corolle (Fig. 514), bei Passiflora zwischen Corolle und Andröceum. — Die kurze und dünne Form des Blüthenbodens ist offenbar auch die nächste Ursache der zahlreichen anscheinenden Ver-

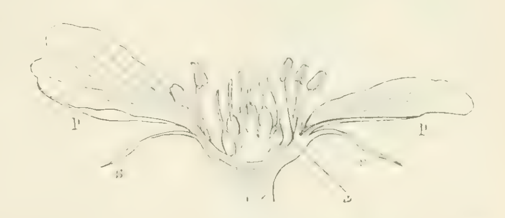


Fig. 512. Senkrechter Durchschnitt der Blüthe von Potentilla anserina. Der Blüthenboden trägt auf seinem Ende die zahlreichen Carpelle, unterhalb derselben ist er tellerförmig verflacht und trägt am Rande, also p e r i g y n, die Staubblätter *a*, Blumenblätter *p* und Kelchblätter *s*.

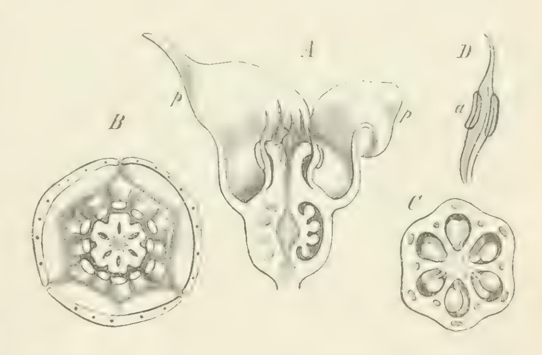


Fig. 513. Asarum canadense. *A* Blüthe der Länge nach durchschnitten; *p* Perigon, darunter der unterständige Fruchtknoten, darüber, also e p i g y n, die Staubgefäße. *B* Querschnitt der Blüthe über dem Fruchtknoten. *C* Querschnitt des sechsfächerigen Fruchtknotens. *D* ein Staubgefäß mit den seitlichen Antheren *a*. Nach Sachs.

wachsungen oder der congenitalen Entstehung der Blätter, worauf schon S. 11 hingewiesen wurde. Man kann die diesbezüglichen Verhältnisse passend durch die Bezeichnungen *choriphyll* für die völlig getrennten Blätter und *consociirt* oder auch *gamophyll* für die congenital verwachsenen unterscheiden, eben weil es bei diesen Ausdrücken dahingestellt bleibt, ob der den Blättern gemeinsame verbindende Theil zu den Blättern oder zur Axe gehört, eine Frage, die wir in diesen Fällen oben S. 11—13 als eine unentscheidbare und gegenstandslose bezeichnet haben.

II. Die Blüthenhülle Perianthium fehlt selten gänzlich, namentlich auf den niedersten Stufen der Angiospermen, wie bei Casuarinaceen, Piperaceen, Najadaceen, Araceen, Gramineen, Cyperaceen. Solche Blüthen heißen *nackt*, oder *achlamydeïsch*. Häufiger ist eine einfache Blüthenhülle vorhanden, d. h. sie besteht aus unter sich gleichartigen Blättern. Für solche Blüthen hat ENGLER den Namen *homoiochlamydeïsch* eingeführt. Eine derartige einfache Blüthenhülle pflegt man gewöhnlich als *Perigon* zu bezeichnen. Sie kann aus einem oder aus zwei Blattkreisen bestehen, was als *haplochlamydeïsch* und *diplochlamydeïsch* unterschieden wird; letzteres ist sehr häufig bei den Monokotylen. Ihrer Beschaffenheit nach sind die Perigonblätter oft *brakteoid* oder *hochblattartig*, indem sie kleine grüne oder sonst den Hochblättern gleich gefärbte Blättchen darstellen (Juncaceen, Palmen, Chenopodiaceen, Urticaceen, Cupuliferen), selbst auf haar- oder borstenförmige Gebilde reducirt sind (Scirpus, Eriophorum, der Pappus der Compositen); oder aber sie sind *petaloid* oder *corollinisch*, d. h. groß, von zarter Structur, weiß oder bunt gefärbt (Liliaceen, Amaryllidaceen, Orchidaceen, Aristolochia, Mirabilis, Daphne etc.). Das Perigon ist meist getrenntblättrig (choriphyll), nicht selten aber werden die Perigonblätter, besonders bei corollinischer Ausbildung consociirt (gamophyll), z. B. Muscari, Hyacinthus und andere Liliaceen, Aristolochiaceae, Thymelaeaceae etc. Während nun bei einem Theil der Angiospermen die ganze Blüthenhülle corollinisch geworden ist, sind bei vielen anderen die äußeren Blätter hochblattartig geblieben und nur die inneren corollinisch geworden. Eine solche Blüthenhülle nennt ENGLER *heterochlamydeïsch*; der bisherige Sprachgebrauch bezeichnet dann den brakteoiden äußeren Kreis als *Kelch* (calyx), seine Blätter als *Kelchblätter* (sepala), den petaloiden inneren Kreis oder Cyclus als *Blume*, *Blumenkrone* (corolla), seine Blätter als *Blumenblätter* (petala). Es kommen nun aber in Familien mit vorwiegend heterochlamydeïschen Blüthen auch Pflanzen vor, welche offenbar durch Reduction (Abort) entweder nur die Blumenblätter oder die ganze Blüthenhülle verloren haben. Im ersteren Falle heißen die Blüthen *apetal* oder *apopetal*, (z. B. bei manchen Formen der Caryophyllaceen), im zweiten Fall sind sie nackt, werden aber passend mit ENGLER als *apochlamydeïsch* bezeichnet zum Unterschied von den oben erwähnten achlamydeïschen, die nicht durch Abort ihre Blüthenhülle verloren haben (so hat z. B. Fraxinus excelsior, da die übrigen Angehörigen der Oleaceen heterochlamydeïsche Blüthenhüllen haben, Kelch und Blume durch Abort eingebüßt). Der *Kelch* besteht entweder aus getrennten Blättern (chorisepal) oder aus consociirten (gamosepal); im letzteren Falle bildet sich oft eine sogenannte Kelchröhre, die am Rande soviel Zähne besitzt, als Kelchblätter ursprünglich angelegt wurden (Labiaten, Boraginaceen etc.). Bei vielen Rosaceen (Potentilla, Fragaria) erzeugen die 5 Kelchblätter Stipulargebilde, die jeweils paarweise vereinigt ein scheinbar einfaches Blättchen bilden und daher eine Art Außenkelch, bestehend aus 5 mit den Kelchblättern alternirenden Blättchen herstellen. Die *Blume* hat ebenfalls entweder getrennte (choripetal, ebenfalls dafür gebrauchte Bezeichnungen sind polypetal, eleutheropetal und dialypetal) oder consociirte Blätter (gamopetal oder sympetal); doch sind im letzteren Falle die am Rande der Corollenröhre befindlichen freien Theile (der sogen. Saum mit seinen Lappen oder Zipfeln) gewöhnlich die ansehnlichsten Bestandtheile der Blume. Sind die Blätter des Kelches und der Blume frei, so treten außer den schon genannten Structurunterschieden auch gewisse Formenverschiedenheiten hervor: die Kelchblätter haben meist breite Basis, sind ungestielt, gewöhnlich von sehr einfachem Umriss und zugespitzt; die Petala haben meist eine schmalere Basis, ihr oberer Theil ist meist sehr breit, und nicht

selten tritt eine Gliederung in Stiel, hier Nagel genannt, und Spreite hervor; letztere ist der ansehnlichste Theil, sehr verschiedenartig gestaltet, manchmal sogar getheilt. An der Stelle, wo die Spreite vom Nagel abbiegt, treten bisweilen auf der Innenseite Ligulargebilde (vergleichbar der Ligula an den Laubblättern S. 260) auf, die in der Blüthe als Ganzes unter dem Namen Nebenkrone (coronula, auch Paracorolle genannt) zusammengefasst werden (Lychnis Fig. 514, Saponaria, Nerium etc.); die ähnlichen Hohlschuppen der Boraginaceen sind jedoch nur Ausstülpungen der Corollenröhre nach innen zu. Uebrigens kommt eine Coronula auch bei Perigonen vor, z. B. bei Narcissus, wo sie gleich dem Perigon verwachsen ist. — Ueberall, wo die Glieder der Blüthenhülle blattartig ausgebildet sind, zeigt auch die Deckung (aestivatio) derselben charakteristische Eigenthümlichkeiten, deren Verschiedenheiten wir schon S. 264 betrachtet haben.

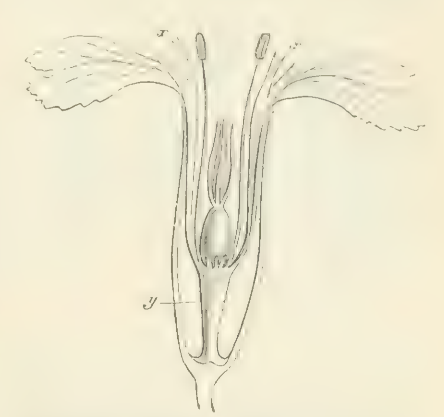


Fig. 514. Längsschnitt der Blüthe von Lychnis Jovis; *y* das verlängerte Axenglied zwischen Kelch und Corolle; *x* Ligula der Blumenblätter (Nebenkrone). Nach SACHS.

Die Gesammtform der Blüthenhülle steht zumal dann, wenn sie corollinisch ausgebildet ist, in bestimmter Beziehung zur Bestäubung durch Mithülfe der Insekten. Wir werden diese Einrichtungen an einigen Beispielen der wichtigeren Fälle unten näher kennen lernen.

Literatur. PAYER, Traité d'organogénie de la fleur. Paris 1857. — SCHACHT, Lehrbuch d. Anatom. u. Physiol. d. Gewächse. II. Berlin 1859. pag. 281 ff. — HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. — EICHLER, Blüthendiagramme. Leipzig 1875 und 1878, wo auch die ältere Literatur sehr vollständig zu finden ist. — ENGLER und PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig seit 1887. — ENGLER, Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicin.-pharm. Bot. Berlin 1892. — SCHUMANN, Die Aestivation der Blüthen und ihre mechanischen Ursachen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. IV. pag. 53. — Beiträge zur vergleichenden Blüthenmorphologie, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XVIII. 1887. pag. 133. — PFITZER, Morphologische Studien über die Orchideenblüthe. Heidelberg 1886 und PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1888.

III. Das Andröceum besteht aus der Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe; ein einzelnes derselben heißt Staubgefäß, Staubblatt (stamen). Es sind dies diejenigen Sporophylle, welche die die Mikrosporen oder Pollenkörner enthaltenden Pollensäcke (Mikrosporangien) erzeugen. Die gewöhnliche Form des Staubblattes der Angiospermen lässt die Anthere oder den Staubbeutel und den meist fadenförmigen, seltner blattartig verbreiterten Träger, Filament oder Staubfaden genannt, unterscheiden (Fig. 515); die Anthere besteht aus zwei Längshälften, welche dem oberen Theile des Filaments rechts und links von dessen Mediane ansitzen; diese die Antherenhälften tragende Fortsetzung des Filaments wird als Connectiv bezeichnet. In jeder Antherenhälfte befinden sich zwei Pollensäcke.

Dass die Staubgefäße Blattnatur haben, geht aus ihrer seitlichen Stellung an der Blüthenaxe, aus ihrer mit der der anderen Blüthenblätter übereinstimmenden Entstehungsweise aus dem Urmeristem der Blüthenaxe und auch aus gewissen Uebergangsbildungen derselben zu unzweifelhaften Blättern hervor. Es kommen nämlich Monstrositäten vor, in denen die Stamina in Blumenblätter oder selbst in Laubblätter

mehr oder weniger sich umwandeln. Normal sind solche Uebergänge z. B. bei Nymphaea, wo die Blumenblätter durch allmähliches Schmalwerden und Auftreten von Pollensäcken an den Seitenrändern in das Andröceum übergehen. Es giebt jedoch Fälle, wo das Staubgefäß keine seitliche Stellung an der Blüthenaxe einnimmt, sondern wo der Scheitel der Blüthenaxe selbst zur Anthere wird; so ist es nach MAGNUS bei Najas, wo der Vegetationskegel der männlichen Blüthenaxe durch das Auftreten von Pollenmutterzellen in vier peripherischen Längsstreifen seines Gewebes zu einer vierfächerigen Anthere wird; ähnlich nach KAUFMANN bei Casuarina, nach ROHRBACH bei Typha und nach WARMING bei Cyclanthera; in allen diesen Fällen handelt es sich um männliche Blüthen mit sogenanntem centralen Staubgefäß.

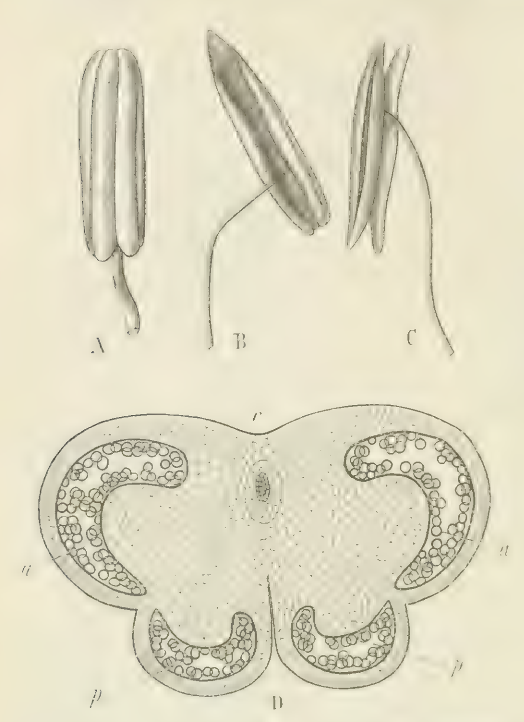


Fig. 515. *A—C* Staubgefäße mit Anthere und Staubfaden, und zwar ist die Anthere bezüglich der Insertion des Staubfadens basifix in *A* (von Datura Stramonium) oder dorsifix in *B* (von Plantago lanceolata) und in *C* (von Sesleria, einer Graminee). *D* Querschnitt der Anthere von Datura Stramonium; *c* das Connectiv im Innern mit dem Fibrovasalstrang: zu beiden Seiten davon die mehr nach der Innenseite der Blüthe zu liegenden (introrsen) Antherenhälften, jede aus einem äußeren (*a*) und einem inneren Pollensacke (*p*) bestehend; zwischen beiden entsteht später der Längsspalt, durch den sich beide Pollensäcke gemeinsam öffnen.

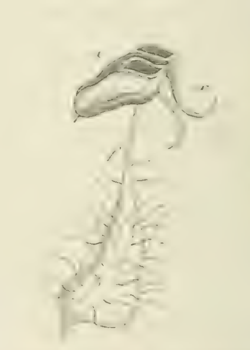


Fig. 516. Staubblatt von Arbutus hybrida, *f* Filament, *a* die geöffneten Antheren, *x* ihre Anhängsel. Nach SACHS.

Die Gestalt des Filamentes schwankt zwischen der wirklich fadenförmigen und der blattartig verbreiterten; bisweilen hat das Filament Anhängsel, so z. B. nebenblattartige seitliche Zipfel oder Zähne (Allium) oder Ligulargebilde (Alyssum) oder am Rücken kapuzenartige Auswüchse, die eine Art Nebenkrone bilden, bei den Asclepiadaceen. Das Filament setzt sich entweder continuirlich in das Connectiv fort, oder beide sind durch eine tiefe Einschnürung scharf von einander abgesetzt; die Verbindung ist dann durch ein so dünnes Stück vermittelt, dass die Anthere auf dem Filament schwankend, drehbar ist (anthera versatilis); dabei kann der Verbindungspunkt am unteren Ende des Connectivs, in der Mitte desselben (Fig. 515, *B*, *C*, 516) oder oben liegen. Das Connectiv gewinnt zuweilen eine beträchtliche Größe, wodurch die beiden Antherenhälften mehr oder weniger aus einander geschoben erscheinen; im höchsten Grade ist dies bei Salvia der Fall, wo Filament und Connectiv ein T bilden und nur der eine Arm des quergestreckten Connectivs eine Antherenhälfte trägt, während der andere steril bleibt und für andere Zwecke bestimmt ist. Gewöhnlich

hört das Connectiv zwischen den beiden Antherenhälften auf; nicht selten aber verlängert es sich oberhalb in Form eines Fortsatzes (Paris, Asarum, Nerium). Es kommen aber auch Fortsätze vor, welche nicht vom Connectiv, sondern von den Antheren ausgehen (die sogenannten geschwänzten Antheren bei Ericaceen, Fig. 516, S. 287).

Die beiden Antherenhälften liegen in der Regel deutlich rechts und links vom Connectiv, wie sich aus dem Querschnittsbild der Anthere ergiebt. In jeder Antherenhälfte erkennen wir, anfangs durch eine Gewebescheidewand getrennt, zwei neben einander liegende **Pollensäcke, Pollenfächer** oder **Loculamente** (Fig. 515 *D*). Die Anthere hat also vier Pollensäcke. Im reifen Zustande schwindet in der Regel die Scheidewand zwischen den beiden Loculamenten der Antherenhälften und beide öffnen sich dann gemeinsam in der unten zu beschreibenden Weise. Im fertigen Zustande ist die Stellung der Pollensäcke häufig eine andere, als sie der Anlage nach, wo nach Engler immer zwei derselben nach innen, zwei nach außen gekehrt sind, zu erwarten ist. Solche Verschiebungen kommen durch nachträgliche Wachsthumsvorgänge in der Antherenanlage, besonders am Connectiv zu Stande; es werden dadurch namentlich die beiden Verhältnisse herbeigeführt, welche man als **extrorse** Antheren, wo die Fächer nach außen gerichtet sind (Iris, Tamarix), und als **introrse** Antheren bezeichnet, wo dieselben nach innen, also gegen das Gynäceum hin gekehrt sind (z. B. Nuphar und mehr oder weniger bei den meisten Angiospermen).

Fig. 517. Entwickelung der Blüthe von Hypericum perforatum. *A* Scheitelansicht der jungen Blüthe; *s* Kelchblätter, *p* die höckerförmigen Anlagen der Blumenblätter, *a a a* Anlagen der drei Staubblätter, mit denen die Anlagen der drei Carpelle *g g g* alterniren. — *B* aus einer etwas älteren Blüthe; die drei Staubblätter *a* sind durch weitere Sprossungen verzweigt, jeder secundäre Höcker wird zu einem Staubgefäß (vergl. Fig. 518 *A*); *g g g* die drei Carpelle, jetzt mit ihren verwachsenen Rändern (hinter *a* liegend) sich nach einwärts schlagend, um den dreifächerigen Fruchtknoten zu bilden.

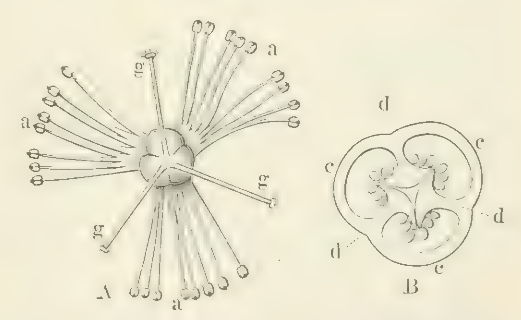


Fig. 518. Hypericum perforatum. *A* die drei Staubblätter *a* der fertigen Blüthe sind verzweigt, jeder Zweig einen Staubfaden mit einer zweifächerigen Anthere bildend, also scheinbar Bündel von Staubgefäßen darstellend; *g g g* die drei Griffel über den drei Fächern des Fruchtknotens, mit den drei Staubblättern alternirend; *B* Querschnitt des dreifächerigen Fruchtknotens; *c c c* die drei Carpelle, je ein Fach bildend, ihre Ränder erzeugen die Scheidewände *d d d*, welche im Centrum des Fruchtknotens die innenwinkelständigen Placenten bilden, an denen zahlreiche Samenknospen sitzen.

Es giebt auch **verzweigte** Staubblätter, die besonders bei vielen Dicotylen vorkommen und von den älteren Botanikern irrthümlicher Weise für verwachsene Staubgefäße gehalten wurden. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass solche früher fälschlich als Staubgefäßbündel bezeichnete Gebilde im frühesten Stadium eine einfache Blattanlage darstellen, die erst nachträglich, jedoch frühzeitig sich verzweigt (Fig. 517). Die Verzweigung ist bald gefiedert (Calothamnus Fig. 519), bald polytom (Ricinus Fig. 520), bei Hypericum ist das gemein-

same Fußstück sehr kurz, die Zweigfilamente stark verlängert (Fig. 518); in jedem Falle tragen die freien Zweigspitzen Antheren.

Bisweilen sind die Staubblätter consociirt, indem die Filamente als eine rings geschlossene Röhre um das Gynäceum entstehen (Malvaceen, Meliaceen, Lysimachia),



Fig. 519. Längsschnitt der Blüthe von Calothamnus, einer Myrtacee; *f* unterständiger Fruchtknoten, *s* Kelch, *p* Blumenblätter, *g* Griffel, *st* verzweigte Staubblätter. Nach SACHS.



Fig. 520. Längsschnitt der männlichen Blüthe von Ricinus communis mit den vielfach verzweigten Staubblättern *f*; *a* deren Antheren. Nach SACHS.

was seit LINNÉ einbrüderig, monadelphisch genannt wird. Bei den meisten Papilionaceen sind von den 10 vorhandenen Stamina 9 vereinigt, das zehnte hintere frei. Dabei sind die Antheren selten oben auf der Innenseite der Staubgefäßröhre angewachsen (Meliaceen); bei den übrigen genannten Pflanzen stehen sie am oberen Ende der Röhre auf mehr oder weniger langen freien Filamentstücken. Bei den Malvaceen tritt zugleich Verzweigung der Staubblätter ein; bei Althaea rosea (Fig. 521) z. B. stehen auf der Außenseite der Andröceumröhre fünf senkrechte Doppelreihen von langen Filamenten, deren jedes sich selbst wieder in zwei Zweige spaltet; jeder derselben trägt eine Antherenhälfte. Der Querschnitt der jungen Andröceumröhre (Fig. 521 *A*) zeigt, dass die Doppelreihen den verschmolzenen Rändern der fünf Staubblätter entsprechen, der zwischen solchen liegende Theil *r* ist als der Körper eines Staubblattes zu betrachten, dessen Ränder rechts und links je eine einfache Reihe von Filamenten als Auszweigungen tragen, die sich dann selbst wieder zweischenkelig

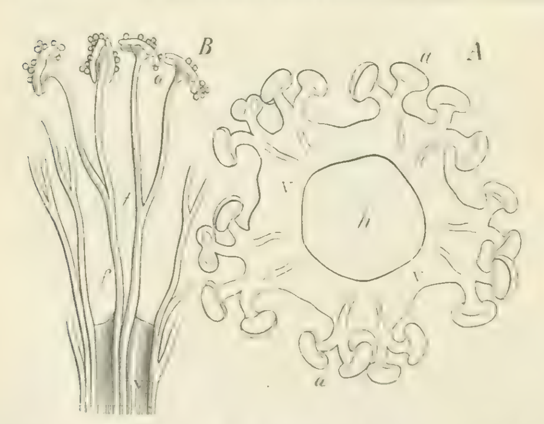


Fig. 521. Althaea rosea. *A* Querschnitt durch das junge Andröceum. *B* ein Stück der Röhre des reifen Andröceums mit einigen Staubfäden; *h* Hohlraum der Röhre *r*; *a* die Antheren; *t* Stelle, wo ein Filament sich theilt, *f* Stelle, wo zwei Filamente aus der Röhre entspringen. *B* schwach, *A* stärker vergrößert. Nach SACHS.

spalten. Bei Tilia verzweigen sich die fünf Staubgefäße ebenfalls an den Rändern und bilden an den Auszweigungen die Antheren, bleiben aber unter sich frei. Bei Cucurbita sind der Anlage nach 5 Stamina vorhanden; je 2 verschmelzen seitlich mit einander, sodass später nur drei vorhanden sind, von denen zwei breiter sind als das dritte; die Filamente legen sich hier zu einer centralen Säule zusammen, an welcher die Pollensäcke, stärker als jene in die Länge wachsend, darmartige Windungen beschreiben (Fig. 522). Durch nachträgliche wirkliche Verwachsung kommen die Antherenröhren der Compositen und von Viola zu Stande, wie schon daraus hervorgeht, dass hier die Filamente frei und nur die introrsen Antheren zu einer das Gynäceum umgebenden Röhre vereinigt sind.

Das Andröceum kann auch mit anderen Blüthenblättern consociirt sein. So sind die Staubgefäße häufig scheinbar mit dem Perigon oder mit der Corolle verwachsen; im fertigen Zustande scheinen die Filamente aus der Innenfläche der Hüllblätter zu entspringen oder die Antheren sitzen dieser Fläche direct ohne Filamente auf. So z. B. bei den Proteaceen, wie in Fig. 523, wo *p* ein Perigonblatt, *a* eine an diesem sitzende Anthere ist; beide standen Anfangs getrennt übereinander an dem jungen

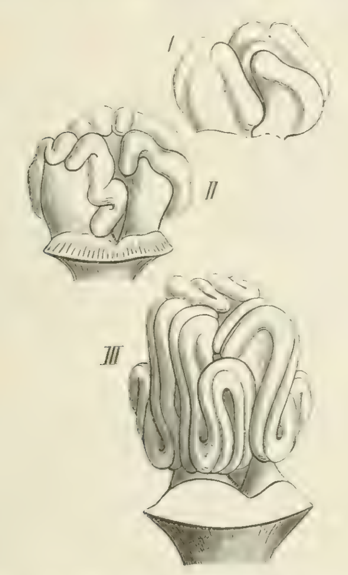


Fig. 522. Cucurbita Pepo, Entwickelung des Andröceums. In allen drei Figuren steht das einfache Staubblatt rechts, hinten und links steht je ein paariges, aus zweien verwachsenes Staubgefäß. Die Antheren machen, indem sie in die Länge wachsen, krause Krümmungen. Nach PAYER.

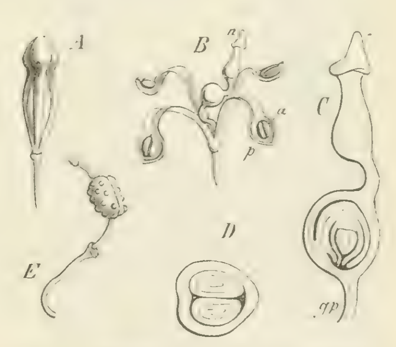


Fig. 523. Manglesia glabrata, eine Proteacee. *A* Blüthe vor dem Aufblühen, *B* entfaltet; *a* die auf die Perigonblätter *p* aufgewachsenen Antheren. *C* das Gynäceum mit dem Gynophor *gp*, der Fruchtknoten ist längs durchschnitten. *D* Querschnitt des Fruchtknotens. *E* reifende Frucht auf ihrem Stiel. Nach SACHS.

Blüthenboden, das unterhalb *a* und *p* liegende Blattstück ist erst später durch intercalares Wachsthum entstanden und hat gleichzeitig das eigentliche Perigonblatt *p* und das Staubgefäß *a* emporgehoben. Bei Viscum sitzen die Antheren ebenfalls direct der Innenseite des Perigons auf. Besonders häufig sind die Staubgefäße und die Blumenblätter consociirt in Blüthen mit gamopetalen Corollen (Labiaten, Boraginaceen, Scrophulariaceen, Compositen etc.). — In Folge ebensolcher Wachsthumsverhältnisse können die Staubblätter auch mit dem Gynäceum in verschiedener Weise consociirt sein. Es kommt dadurch das sogen. Gynostemium oder die Griffelsäule zu Stande, welche oberhalb eines unterständigen Fruchtknotens sich bildet und aus den consociirten Basalstücken der Staub- und Fruchtblätter besteht, die beide am oberen Rande des ausgehöhlten Blüthenbodens, der den unterständigen Fruchtknoten bildet, entspringen; so bei den Orchidaceen und bei Aristolochia (vergl. die Figuren-Erklärung zu Fig. 524); doch ist nach PFITZER bei den Orchidaceen die

Säule richtiger als ein aus der Blüthenaxe hervorgehender Träger der Staubblätter und Carpellspitzen aufzufassen.

Es giebt auch Staubblätter, welche regelmäßig in Folge von Abortus ohne Antheren sind; sie werden als Staminodien bezeichnet. Während z. B. Geranium zwei Kreise fertiler Staubgefäße hat, sind bei dem nahe verwandten Erodium die des einen Kreises ohne Antheren. Gewöhnlich erleiden solche Staminodien noch weitere Veränderungen, durch welche sie den fertilen unähnlich werden: bei Aquilegia werden die innersten Stamina corollinisch, bei Cypripedium nimmt das einzige

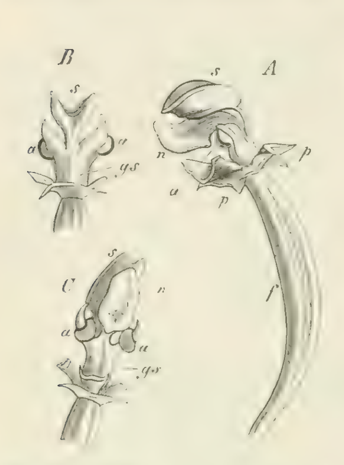


Fig. 524. Blüthe von Cypripedium Calceolus, einer Orchidacee, nach Wegnahme des Perigons *p p*, um das Gynostemium *gs* zu zeigen, und zwar von der Seite (*A*), von hinten (*B*) und von vorn (*C*); dasselbe ist entstanden durch Verwachsung dreier Staubgefäße, von denen zwei (*a a*) fertil sind, das dritte (*s*) ein steriles Staminodium darstellt, mit dem Carpell, dessen vorderer Theil die Narbe *n* trägt, *f* der unterständige Fruchtknoten. Nach Sachs.

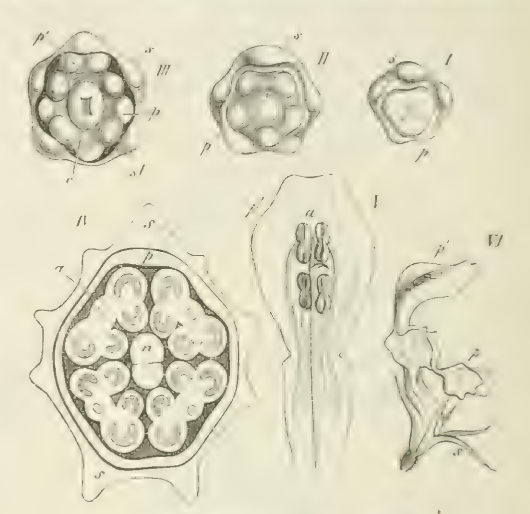


Fig. 525. Entwickelung der Blüthe von Lamium album. *I*, *II*, *III* Scheitelansichten sehr junger Blüthen, *I* nach Anlage der Sepala *s*, *II* nach der der Petala *p*, *III* nach der der Stamina *st* und der Carpelle *c*. Es sind also nur vier Stamina vorhanden, das hinterste zwischen die beiden hinteren Petala *p'* gehörige fehlt. *IV* Querschnitt einer älteren Blüthenknospe; *s* Kelchröhre, *p* Corollenröhre, *a* vier Antheren, *n* Narben. *V* Oberlippe der Corolle mit den derselben unten angewachsenen vier Staubgefäßen *a*. *VI* ganze fertige Blüthe von der Seite. Nach Sachs.

Staminodium ganz besondere Form an (Fig. 524 *s*), bei manchen Gesneraceen tritt an Stelle des hinteren Staubgefäßes ein Nectarium auf. Ja es kann ein Staubgefäß vollständig fehlschlagen, so dass an der Stelle, wo es erscheinen sollte, ein leerer Platz in der Blüthe übrig bleibt, wie es mit dem hinteren Staubgefäß der mit den Gesneraceen verwandten Labiaten der Fall ist, wo wir selbst in der Entwickelung der Blüthe nicht einmal mehr eine Anlage jenes geschwundenen Staubgefäßes auftreten sehen (Fig. 525 III).

Die Zahl der Staubblätter einer Blüthe entspricht in den meisten Fällen derjenigen der Blüthenhüllblätter, beziehendlich der Blumenblätter, wenn nicht durch Abortus die Zahl geringer wird, oder sie übersteigt auch oft dieselbe beträchtlich. Diese Verhältnisse sind nach Verwandtschaftskreisen äußerst mannigfaltig und gehören mit zu der speciellen Charakteristik der einzelnen Familien, bei denen sie unten berücksichtigt sind.

Literatur. v. Mohl, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. — Kaufmann, Ueber die männliche Blüthe von Casuarina. Bull. de la soc. imp. de Moscou 1868. — Magnus, Beiträge zur Morphologie der Gattung Najas. Berlin 1870. — Bot. Zeitg. 1869. pag. 771. — Rohrbach, Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin

16. Nov. 1869. — WARMING, Ueber pollenbildende Phyllome und Caulome. HANSTEIN's Abhandlungen. II. pag. 36. — ENGLER, Beitr. z. Kenntniss der Antherenbildung. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. X. pag. 275. — PFITZER, Morphologische Studien über die Orchideenblüthe. Heidelberg 1886 und PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. 1888.

IV. Entwickelung des Pollens und der Antherenwand. Die hier zunächst folgende Darstellung bezieht sich auf die für die übergroße Mehrzahl der Angiospermen zutreffenden Fälle, wo die Anthere vier Pollensäcke (Mikrosporangien) besitzt und der Pollen vereinzelte Körner bildet, welche aus der sich öffnenden Anthere ausfallen. Das abweichende Verhalten einiger angiospermen Familien in dieser Beziehung wird unten S. 298 erwähnt werden.

Die jungen Anlagen der Staubblätter gewinnen meist frühzeitig einen beträchtlichen Vorsprung im Wachsthum vor der Corolle, die oft längere Zeit in einem sehr unentwickelten Zustande verweilt. Der aus homogenem Urmeristem bestehende

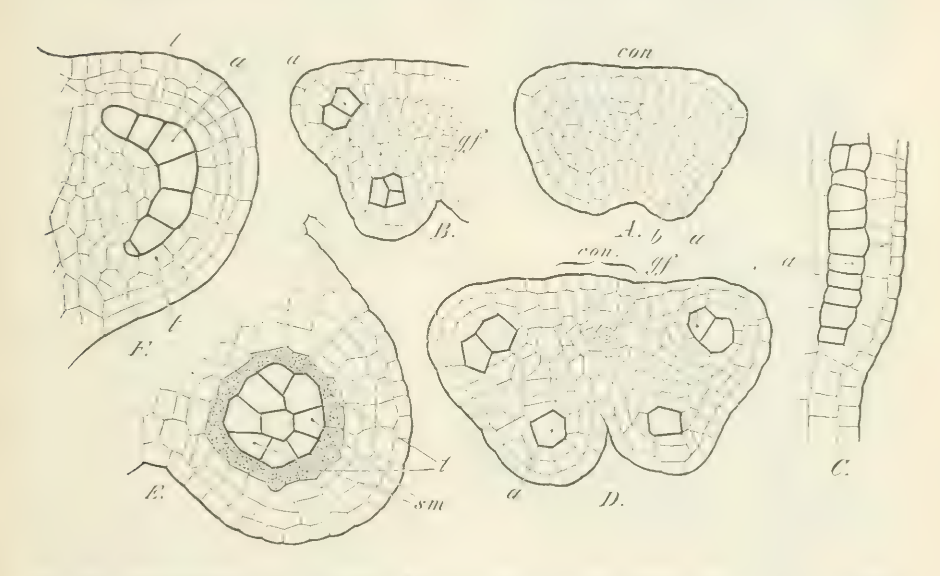


Fig. 526. Entwickelung der Pollensäcke (Mikrosporangien) bei den Angiospermen. *A—D* Doronicum macrophyllum. *A* Querschnitt der sehr jungen Anthere; durch Theilung einer Periblemzelle entsteht eine innere Zelle *a*, das Archespor, und eine äußere Schichtzelle *b*; *con* Connectiv. *B* Querschnitt einer etwas älteren Antherenhälfte; die aus dem Archespor hervorgegangenen Zellen sind stärker contourirt gezeichnet. *C* Theil eines Längsschnittes, wo das Archespor als Zellreihe erscheint. *D* Querschnitt einer älteren Anthere; die Schichtzellen haben sich gespalten, ihre den Archesporien angrenzenden Lagen werden zu Tapetenzellen. *E* Pollensack einer älteren Anthere von Menyanthes trifoliata im Querschnitt; *sm* Pollenmutterzellen, umgeben von den dunkler gehaltenen Tapetenzellen; die Antherenwand ist durch Spaltung der Schichtzellen mehrschichtig geworden. *F* dasselbe von Mentha aquatica; *a* Archespor, *t* Tapetenzellen. Nach WARMING.

Körper zeigt sehr bald die Umrisse der beiden Antherenhälften, während das Filament noch lange sehr kurz bleibt, um erst kurz vor dem Aufblühen durch Streckung der Zellen sich rasch zu verlängern. Die vier späteren Pollensäcke markiren sich äußerlich als vier Wülste. In denselben erfolgt die Entwickelung der Pollensäcke nach den Untersuchungen WARMING's vollständig übereinstimmend mit derjenigen der Sporangien der Gefäßkryptogamen. Es ist nämlich gewöhnlich nur die unmittelbar unter der Epidermis liegende Gewebeschicht (äußerste Periblemlage), welche sowohl dem A r c h e s p o r, als auch den dasselbe nach außen umgebenden Wandschichten jedes Pollensackes den Ursprung giebt (Fig. 526), und zwar so, dass sie sich in zwei Schichten spaltet, deren innere das Archespor liefert, und deren äußere zu den

Schichtzellen wird, die den Tapetenzellen und der Antherenwand den Ursprung geben. Die Archesporzellen zeichnen sich sehr bald durch beträchtlichere Größe aus: gewöhnlich bilden sie, auf dem Querschnitt der Anthere gesehen, innerhalb der vier Wülste je ein mehrzelliges nach innen concaves Band (Fig. 526 *F*), doch ist manch-

Fig. 527. Funkia cordata. *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Tapetenzellen, *w* Wand des Pollensackes. *B* Pollensack nach Isolirung der Mutterzellen *sm*, deren weitere Entwickelung Fig. 528 zeigt. 500fach vergrößert. Nach SACHS.

Fig. 528. Funkia ovata. Pollenbildung durch successive Kern- und Zelltheilungen der Pollenmutterzelle, nach den auf einander folgenden Stadien *I—VII*. In der letzten Figur ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugen von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper drängt sich durch den Riss heraus. Bei *x* Beginn der Verschleimung der Membranen der Tetrade. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

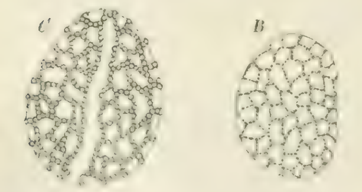


Fig. 529. *B* junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach außen vorspringenden netzartig gestellten knopfförmigen Verdickungen der Exine sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* größer. Nach SACHS.

mal im Querschnitt nur eine Archesporzelle in jedem Wulst vorhanden, so dass nur eine Längsreihe von Archesporzellen in jedem Wulst verläuft (Compositen, Malvaceen); bei den Mimosaceen bilden sich überhaupt nur einzelne Archesporzellen. Gewöhnlich erfahren nun die Archesporzellen noch eine weitere, jedoch meist nur sparsame Theilung, so dass die Zahl der so entstehenden Pollenmutterzellen

meist nicht viel größer ist als die der Archesporzellen. Die Schichtzellen zerfallen nach WARMING meist in drei Schichten; die innerste, welche durch eine entsprechende Schicht auf der Innenseite der Mutterzellgruppe ergänzt wird, bildet sich zu den Tapetenzellen aus, welche wie die gleichnamigen Zellen der Gefaßkryptogamen im späteren Entwickelungszustande des Sporangiums aufgelöst werden; auch die nächst äußere Schicht erliegt dem gleichen Schicksale; aus der äußersten der genannten drei Schichten bildet sich aber die Schicht der fibrösen Zellen, welche zusammen mit der über ihr liegenden Epidermis die Antherenwand constituirt, von der unten die Rede sein wird.

Die anfangs dünnwandigen großen Pollenmutterzellen bekommen gewöhnlich stark, aber meist ungleichmäßig verdickte geschichtete Membranen (Fig. 527—529). Bei manchen Monocotylen trennen sie sich vollständig und schwimmen in einer körnigen Flüssigkeit, welche den Hohlraum des erweiterten Pollensackes erfüllt (Fig. 527 *B*). Die Bildung der Pollenzellen (Mikrosporen) wird nun dadurch eingeleitet, dass in dem abgerundeten Protoplasmakörper der Mutterzelle der centrale große Zellkern sich theilt. Bei den meisten Monocotylen folgt der Kerntheilung die Bildung einer Zellwand zwischen den beiden Tochterkernen; dadurch entstehen zwei neben einander liegende Zellen, und in diesen wiederholt sich die Zweitheilung, sodass vier Specialmutterzellen gebildet werden, deren Inhalt nun je zu einer Pollenzelle wird. Bei den meisten Dicotylen folgt auf die erste Kerntheilung nicht die Bildung einer festen Cellulosewand, sondern die Tochterkerne theilen sich sofort wieder in gekreuzten Ebenen. Diese vier Kerne nehmen nun eine Lage zu einander an, die den Ecken eines Tetraëders entspricht, und darnach erst treten auch feste Wände auf, welche die Mutterzelle in vier tetraëdrisch gelagerte Tochterzellen abtheilen (Fig. 530 *A—D*), die zusammen als Tetrade bezeichnet werden. Um jede Theilzelle der Tetrade differenzirt sich die Hautmasse in concentrische Schichtensysteme (Specialmutterzellen), die von gemeinsamen, die ganze Tetrade umlaufenden Schichten umhüllt werden (Fig. 530 *E*); beim Liegen im Wasser platzen häufig die Schichtencomplexe, worauf die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen durch den Riss hinausgestoßen werden und sich sphärisch abrunden (Fig. 528 VII und 530 *F, G*). Jeder Protoplasmakörper einer Specialmutterzelle stellt eine junge Pollenzelle dar; er umkleidet sich mit einer anfangs sehr dünnen Membran; dies ist die eigentliche Pollenzellhaut, welche mit der innersten Schicht des Complexes nicht zusammenhängt, wie ihre Ablösung durch Contraction in Alkohol deutlich zeigt. Sie verdickt sich nun rasch und differenzirt sich dabei in eine äußere cuticularisirte und eine innere reine

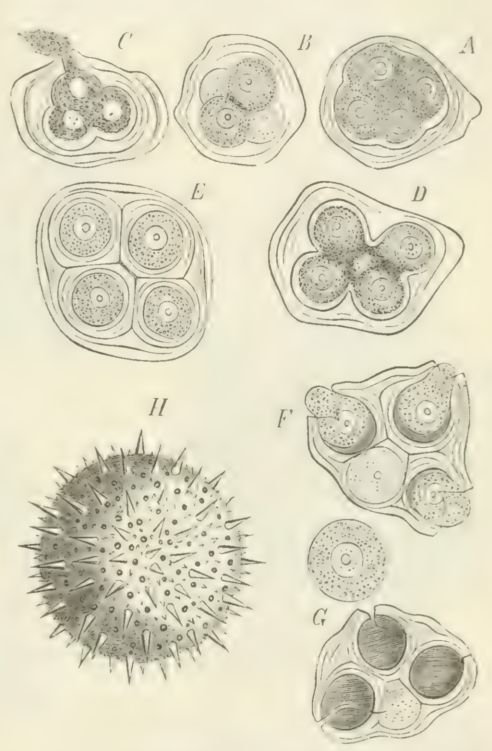


Fig. 530. Althaea rosea. *A—E* Viertheilung der Pollenmutterzellen; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluss des Wassers platzen und die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen austreten lassen; *H* fertiges Pollenkorn von außen gesehen, bei gleicher Vergrößerung. Nach SACHS.

Zellstoffschale, die Exine und Intine. Während diese nun ihre weitere Ausbildung erhalten, lösen sich die Schichtencomplexe der Tetrade langsam auf, indem ihre Substanz verschleimt: dadurch werden die jungen Pollenzellen frei und schwimmen in der das Antherenfach ausfüllenden körnigen Flüssigkeit, welche aber bei der letzten Ausbildung der Pollenzellen verbraucht wird, so dass die letzteren im reifen Zustande als trocken staubartige Masse den Raum des Antherenfaches erfüllen.

Die Haut des reifen Pollenkornes zeigt mannigfaltige Ausbildungen, welche für den Schutz desselben, für seine Verbreitung, sowie für seine Keimung, d. h. für die



Fig. 531. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; *sg* die sich auflösenden Außenschichten der Mutterzelle; *sp* die sogen. Specialmutterzellen; bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben und ebenfalls später aufgelöst werden; *ph* Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach außen und durchbohren die Specialmutterzelle; *r* halbkugelige Zellstoffablagerungen der Pollenhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle. 550fach vergrößert. Nach Sachs.



Fig. 532. Cucurbita Pepo. *A* Pollenkorn, welches den Pollenschlauch *sp* in eine Narbenpapille *np* hineintreibt; *i* die verdickten Stellen der Intine (*B i*); auf jeder Verdickungsmasse bildet die Exine einen runden Deckel *d*, welcher durch die in Folge der Quellung sich daselbst ausstülpende Intine abgehoben wird, worauf sich aus einer oder zweien dieser Verdickungen die Pollenschläuche bilden. 550fach vergrößert. Nach Goebel.

Bildung des Pollenschlauches von Bedeutung sind, und deren Form zugleich für Gattungen oder Familien charakteristisch ist. Der Pollenschlauch ist nämlich eine Ausstülpung der Intine, welche die Exine an meist bestimmt vorgebildeten Austrittsstellen durchbricht. Die äußere Form der Hautstructur der Pollenzelle hängt nun vorwiegend davon ab, wie viele solcher Austrittsstellen und in welcher Anordnung sie vorhanden sind, ob die Exine an diesen Stellen bloß dünner ist und die Intine hier warzenartig vortritt (Epilobium Fig. 533) oder ob sich hier rundliche Stücke der Exine wie Deckel ablösen (Cucurbitaceen Fig. 532, Passiflora), oder ob

sie durch spiralige Risse sich in Bänder spaltet (Thunbergia, I Fig. 46, S. 81) etc. An den Austrittsstellen ist die Intine meist dicker, oft bildet sie hier nach innen halbkugelige Protuberanzen, die bei der Bildung des Pollenschlauches das erste Material liefern (Fig. 531, 534) oder die Exine bildet nur dünnere Längsstreifen, die sich am trocknen Pollenkorn einfalten (z. B. Gladiolus, Yucca, Helleborus u. a.). Nach SCHACHT ist die Zahl der Austrittsstellen am Pollenkorn: eine bei den meisten Monocotylen und wenigen Dicotylen, zwei bei Ficus, Justicia u. a., drei bei Oenotheraceen, Proteaceen, Cupuliferen, Geraniaceen, Compositen, Boraginaceen, vier bei Impatiens, Astrapaea, Alnus, Carpinus, viele bei Convolvulaceen, Malvaceen, Alsineen u. a., während bei Canna, Strelitzia, Musa, Persea keine vorgebildeten Austrittsstellen sich finden, die Intine aber gleichmäßig und continuirlich verdickt ist. — Die meist dicke cuticularisirte Exine ist ein vortreffliches Schutzmittel für den Inhalt der Pollenkörner, welche meist weit durch die Luft fortbewegt werden müssen. Besonders auffallend sind die auf ihrer Außenseite meist vorhandenen Sculpturen, die durch eine locale Verdickung der Exine zu Stande kommen, in Form von Stacheln (Fig. 530, 531, 534), Warzen (Fig. 529, S. 294), Leisten, Kämmen (I Fig. 34, S. 69), die meist regelmäßig angeordnet sind; sie erhöhen augenscheinlich die Verbreitungsfähigkeit des Pollens durch Insekten, indem derselbe dadurch leichter sich anhängt.

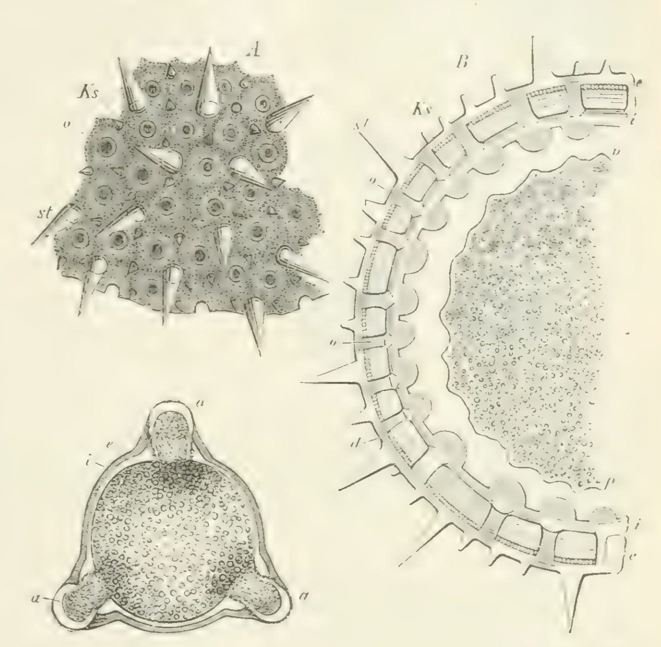


Fig. 533. Pollenkorn von Epilobium angustifolium im optischen Durchschnitt; a a a Austrittsstellen für die Intine i, die dort verdickt ist, während die Exine e sich daselbst verdünnt. 550-fach vergrößert. Nach SACHS.

Fig. 534. Pollenkorn von Althaea rosea. A Stück der Exine von außen gesehen. B die Hälfte eines sehr dünnen äquatorialen Durchschnittes des Kornes; st große Stacheln der Exine, o Löcher der Exine e, i Intine, p Protoplasmakörper, von der Intine zurückgezogen. 800fach vergrößert. Nach SACHS.

Ist die Exine sehr dick, so lässt sie nicht selten Schichten von verschiedener Structur und Consistenz erkennen, und zuweilen treten in radialer Richtung die Dicke der Exine durchsetzend Differenzirungen auf (Fig. 534), die ihr manchmal das Ansehen geben, als ob sie aus stabförmigen Stücken oder wabenartig verbundenen Lamellen etc. bestünde, was an ähnliche Bildungen am Exosporium der Marsiliaceen erinnert. — Der Inhalt der reifen Pollenzelle, die Fovilla der älteren Botaniker, besteht aus dichtem, grobkörnigem Protoplasma mit Stärkekörnchen und Oeltröpfchen; beim Platzen des Kornes im Wasser tritt dieser Inhalt in schleimigen, oft darmartig sich windenden Massen hervor. — Bei Pflanzen, wo die Uebertragung des Pollens von Blüthe zu Blüthe durch Insekten besorgt wird, findet sich auf der Oberfläche

der Exine häufig gelb oder anders gefärbtes Oel, oft in deutlichen Tröpfchen, welches den Pollen klebrig und also für die Uebertragung geeignet macht. Bei den Windblüthlern, wie den Gramineen, und bei den Urticaceen, wo der Pollen aus den Antheren hinausgeschleudert wird, ist er aber ganz trocken und staubig. Eigenthümlich ist der Pollen der Wasserpflanzen Najas und Zostera, wo er durch das Wasser verbreitet wird; hier sind die Pollenzellen sehr dünn- und glattwandig und haben bei Zostera statt der gewohnlichen gerundeten Form die langer dünner, parallel in der Anthere liegender Schläuche.

Vor der Bestäubung finden aber nach Strasburger im reifen Pollenkorn der Angiospermen ähnliche Vorgänge statt, wie in dem der Gymnospermen, indem die Pollenzelle in zwei Zellen zerlegt wird (Fig. 535); die eine ist die vegetative, der Prothalliumzelle entsprechende, welche durch Theilungen 2—3zellig werden kann, meist aber einfach bleibt. Die andere oder generative ist von der vegetativen nicht wie bei den Gymnospermen durch eine feste Cellulosewand, sondern meist nur durch eine Protoplasmahaut getrennt, die auch bald resorbirt wird. Die Kerne dieser Zellen, von denen der generative sich, wiewohl selten, noch einmal theilt, können dann später in den Pollenschlauch einwandern. Der Pollenschlauch aber, der nach der Bestäubung entsteht, ist wie bei den Gymnospermen eine Ausstülpung der

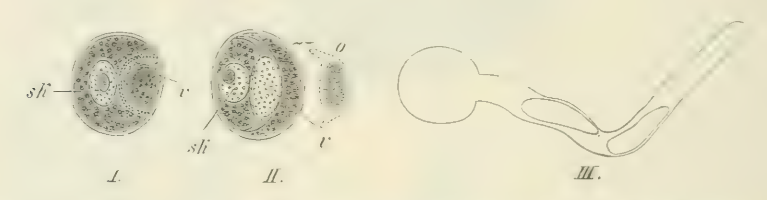


Fig. 535. Pollenzellen von Leucojum aestivum; bei *I* nach Theilung in die vegetative Zelle *v* und die größere mit dem Kerne *sk*; bei *II* hat sich die vegetative Zelle losgelöst, *b* dieselbe in *o* nach Behandlung mit Osmiumsäure; *III* Pollenkorn, welches einen Schlauch getrieben hat, der Inhalt ist nicht gezeichnet, nur die beiden einander gleichen Kerne sind angedeutet. 400fach vergrößert. Nach Elfving.

Intine und wächst durch Spitzenwachthum zu beträchtlicher Länge aus, wobei der Inhalt der Pollenzelle in dem Schlauche nachrückt; er verhält sich also auch hier wie der Keimschlauch der Sporen bei den Kryptogamen.

In mehreren Familien der Mono- und Dicotylen kommen Abweichungen von der oben geschilderten Entwickelung und Structur des Pollens vor, die man als zusammengesetzte Pollenkörner bezeichnen kann. Entweder bleiben die vier Pollenzellen einer Mutterzelle mehr oder minder innig vereinigt, sogenannte Pollentetraden oder Vierlingskörner bildend (bei manchen Orchidaceen, Fourcroya, Typha, Anona, Rhododendron), oder es bleiben die sämmtlichen Nachkommen einer Urmutterzelle verbunden und bilden eine Pollenmasse von 8, 12, 16, 32, 64 Pollenzellen (Mimosa, Acacia). In diesen Fällen ist die Cuticula (Exine) auf der freien Außenseite der am Umfang der Masse liegenden Theilkörner stärker entwickelt und überzieht das Ganze als eine continuirliche Haut, von welcher aus nach innen zwischen die einzelnen Zellen nur dünne Leisten derselben sich hineinziehen. Bei den Orchidaceen kommen alle Abstufungen von den gewöhnlichen vereinzelten Pollenkörnern der Cypripedien durch die Vierlingskörner der Neottieen bis zu den Ophrydeen vor, wo sämmtliche aus je einer Urmutterzelle entstandenen Pollenkörner vereinigt bleiben und so in einem Antherenfach zahlreiche Pollenmassen (massulae) liegen, und endlich bis zu den Pollinarien anderer Orchidaceen, wo sämmtliche Pollenzellen eines Antherenfaches in parenchymatischem Verbande bleiben (Fig. 536). Entwicklungsgeschichtlich stimmen übrigens nach Guignard diese Pollinarien mit dem Pollen anderer Pflanzen insofern überein, als sie aus einem eben solchen Archespor der jungen Staubblätter entstehen; doch soll die Tetradenbildung in den Pollen-

mutterzellen nicht nach der für die Monocotylen charakteristischen, sondern mehr nach Dicotylen-Art erfolgen, d. h. die secundären Kerne theilen sich ohne Scheidewandbildung sofort weiter in vier Kerne. Bei den Orchidaceen, sowie bei den Asclepiadaceen mit nur zweifächeriger Anthere, wo die Pollenkörner jedes Faches durch eine wachsartige Substanz fest verbunden sind und daher nicht verstäuben können, bestehen ganz besondere Einrichtungen, durch welche die Uebertragung des ganzen Pollinariums durch die die Blüthen besuchenden Insekten bewirkt wird.



Fig. 536. Pollinarien von Orchis morio. *A* ein ganzes Pollinarium mit Stiel und Haftdrüse am untern Ende. *B* Durchschnitt durch eine junge Antherenhälfte mit den beiden Sporensäcken, deren Inhalt durch wiederholte Theilungen zu einem parenchymatischen Gewebe sich zu entwickeln beginnt. *C* dasselbe im älteren Zustande, wo die Zelltheilungen weiter fortgeschritten sind und dadurch ein Pollinarium entstanden ist. *B* und *C* 120fach, *A* schwächer vergrößert. Nach Reichenbach.

Vor dem Aufblühen der Blüthe bildet sich auch die Wandung der Antherenfächer weiter aus (vergl. Fig. 537). Die Epidermiszellen bleiben immer glattwandig; die unter der Epidermis liegende Wandschicht (Endothecium) dagegen besteht aus fibrösen Zellen, d. h. ihre Zellhäute sind mit Verdickungsbändern besetzt, und dies steht in Beziehung zu der Art, wie die Anthere aufspringt; bilden sich z. B. Klappen, so sind allein an diesen Stellen die inneren Zellschichten fibrös, während da, wo die Antherenfächer längs aufspringen, ihr Endothecium überall fibröse Zellen enthält. Meist ist nur eine solche Schicht vorhanden, zuweilen mehrere, bei Agave americana sogar 8—12. Bei den fibrösen Zellen handelt es sich um gewöhnliche nach innen vorspringende Wandverdickungen (I., S. 71); sie fehlen meist auf der Außenwand, an den Seitenwänden sind die Bänder gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche des Faches, auf der Innenwand verlaufen sie quer und sind hier oft netz- oder sternförmig verbunden. Indem sich beim Austrocknen der reifen Antherenwand die zarten Außenwände stärker als die verdickten Innenwände der fibrösen Zellen des Endotheciums zusammenziehen, üben sie einen Zug, der die Antherenwand nach außen concav zu machen und sie an der schwächsten Stelle zu zerreißen strebt (I., S. 428). Die Art, wie die Pollensäcke sich öffnen, ist sehr verschieden; bei den Berberidaceen und Lauraceen springen sie mit Klappen auf, bei Solanum und den Ericaceen bildet sich nur ein kurzer Riss am Scheitel jeder Antherenhälfte, durch den sich der Pollen beider benachbarter Fächer entleert, der gewöhnlichste Fall ist aber der, dass die Wandung in der Rinne zwischen den beiden Fächern der Länge nach aufreißt, indem zugleich das diese trennende Gewebe zerstört wird und somit beide Fächer jeder Antherenhälfte gleichzeitig geöffnet werden (Fig. 537).

Literatur. Nägeli, Zur Entwickelung des Pollens. Zürich 1842. — Purkinje, De cellulis antherarum fibrosis. Breslau 1830. — v. Mohl, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. pag. 28 und 62. — Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. VII. — Fritsche, Ueber den Pollen. Mém. des sav. étrang. T. III. 1836. — Reichenbach, De pollinis Orchidearum genesi. Leipzig 1852. — Schacht, Pringsheim's Jahrbuch f. wiss. Bot. II. — Rosanoff, Ueber den Pollen der Mimosen. Pringsheim's Jahrb. VI. — Warming, Untersuch. über pollenbildende Phyllome und Caulome. Hanstein's bot. Abhandl. II. 1873. — Celakovsky, Teratologische Beiträge zur morphol. Deutung des Staubgefäßes. Pringsheim's Jahrb. XI. — Luerssen, Daselbst VII. pag. 34. — Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. N. F. VI. — Engler, Beitr. z. Kenntniss der Antherenbildung. Pringsheim's Jahrb. X. — Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878. — Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Jena 1880. pag. 130. — Guignard, Recherches sur le

développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. Ann. des sc. nat. 6. sér. Bot. T. XIV. 1882. pag. 26.

V. Das Gynäceum oder der gesammte weibliche Geschlechtsapparat ist immer das Schlussgebilde der Blüthe, welches über dem Scheitelpunkt der Blüthenaxe steht, also das Centrum der Blüthe, bei verlängerter Blüthenaxe den höchsten

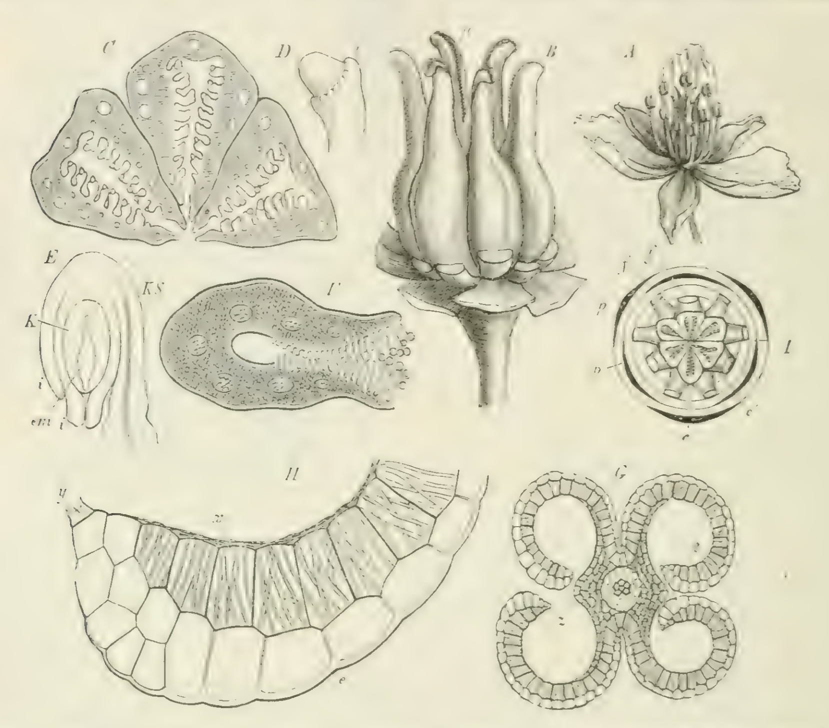


Fig. 537. Butomus umbellatus. *A* Blüthe in natürlicher Größe. — *B* Gynäceum nach Wegnahme des Perigons und der Staubblätter, vergrößert; *n* Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, auf der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen. — *D* junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar vor der Befruchtung durchschnitten; *i i* Integument, *k* Knospenkern, *KS* Raphe, *em* Embryosack. — *F* Querschnitt durch den Narbentheil eines Carpells, stärker vergrößert, mit Pollenkörnern an den Narbenhaaren. — *G* Querschnitt einer Anthere; die vier Fächer öffnen sich bei *z* durch Ablösung der Klappe β so, dass die Anthere dann zweifächerig erscheint. — *H* Theil einer Klappe der Antherenwand; *y* die Stelle, wo sie sich vom Connectiv abgelöst hat, *e* Epidermis, *x* fibröse Schicht (Endothecium). — *I* Diagramm der Blüthe: das Perigon *p p* besteht aus zwei alternirenden dreigliedrigen Kreisen, das Andröceum ebenfalls, die Staubblätter des äußeren Kreises sind aber verdoppelt (*f*), die des inneren *f'* einfach und dicker. Das Gynäceum besteht ebenfalls aus einem äußeren *c* und einem inneren Quirl *c'*. Nach SACHS.

Theil derselben einnimmt. Es besteht aus einem oder aus mehreren eigenthümlich umgestalteten Blattorganen, den Fruchtblättern oder Carpellen, welche ausnahmslos — und darin liegt das wichtigste Charakteristicum der Angiospermen — ein geschlossenes Gehäuse, Fruchtknoten (germen, ovarium) genannt, bilden, welches die Samenknospen umschließt. Oberhalb des Fruchtknotens verengt sich das Samengehäuse in ein oder mehrere dünne stielartige Gebilde, Griffel (stilus), deren obere Enden die Narbe (stigma) tragen, welche zum Festhalten des auf sie übertragenen Pollens bestimmt sind.

Wenn ein Fruchtknoten von einem einzigen Carpell gebildet wird, indem die beiden Ränder des letzteren zusammenwachsen und so einen geschlossenen Raum bilden, so heißt derselbe monomer; wenn mehrere Carpelle an der Bildung eines

Fruchtknotens betheiligt sind, so nennt man ihn polymer. Auch wenn eine Mehrzahl von Carpellen in einer Blüthe vorhanden ist, kann jedes einen monomeren Fruchtknoten bilden, es befinden sich dann ebensoviele von einander getrennte Fruchtknoten in der Blüthe, welches Verhältniss man als Apocarpie bezeichnet im Gegensatze zur Syncarpie, wo mehrere Carpelle zu einem einzigen polymeren Fruchtknoten zusammentreten. Die Blüthe hat also entweder nur einen einzigen Fruchtknoten, der monomer oder polymer sein kann, oder sie hat deren eine Mehrzahl, und zwar monomere. Man kann die Blüthen im ersteren Falle einfrüchtig, im letzteren mehrfrüchtig nennen; die Ausdrücke monocarp und polycarp sind schon für die Bezeichnung der Pflanzen, je nachdem sie ein oder mehrmals in ihrem Leben Früchte entwickeln, verwendet. Wir betrachten zuerst:

den oberständigen Fruchtknoten, d. h. denjenigen, dessen Gehäuse ganz und gar von den Fruchtblättern allein gebildet wird. Dieser Fall ist gegeben überall da, wo die oben (S. 285) als hypogyn und perigyn bezeichneten Gestaltsverhältnisse der Blüthenaxe herrschen, d. h. wo keine Versenkung des Gynäceums in die Blüthenaxe vorliegt, dieses vielmehr über dem höchsten Punkte der letzteren oder um denselben herum sich aufbaut. Zu den oberständigen Fruchtknoten gehören die monomeren. Hier legt ein Carpell unter concaver Einkrümmung der Ober- oder Innen-

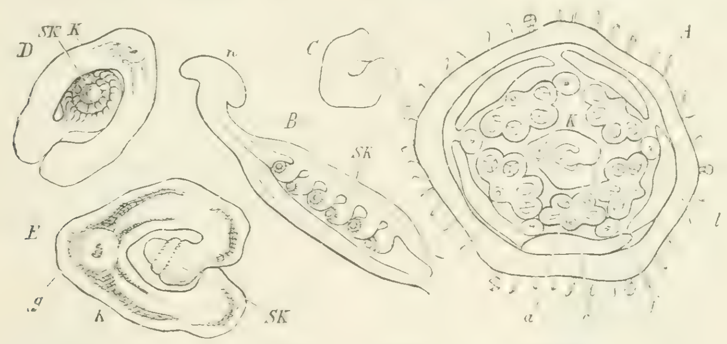


Fig. 538. Phaseolus vulgaris. *A* Querschnitt der Blüthenknospe; *l* Kelchröhre, *c* Corolle, *f* Filamente der äußeren, *a* Antheren des inneren Staubblattkreises, *k* Carpell. — *B* Längsschnitt des Carpells mit den Samenknospen *SK* und der Narbe *n*. — *C*, *D*, *E* Querschnitte verschieden alter Carpelle; *SK* deren randständige Samenknospen, *g* Mittelnerv des Carpells. Nach SACHS.

seite seine Ränder dicht zusammen und lässt dieselben verwachsen, so dass der Mittelnerv am Rücken hinläuft, während ihm gegenüber an der sogenannten Bauchnaht die Samenknospen, die gewöhnlich randständig sind, in mehr oder weniger großer Anzahl sitzen, oft eine deutliche Doppelreihe bildend (Fig. 538); doch können die Samenknospen auch auf der Innenfläche des Carpells stehen (Fig. 537 *C*). Einen einzigen solchen monomeren Fruchtknoten hat die Blüthe der Papilionaceen (Fig. 538) und Amygdalaceen. Bei mehrfrüchtigen Blüthen treten zwei, drei oder mehr, selbst viele monomere Fruchtknoten auf und stehen bei geringerer Anzahl in einem Quirl (manche Ranunculaceen, wie Helleborus etc.) oder auch in zwei alternirenden Quirlen (Butomus Fig. 537), bei größerer Anzahl meist spiralig auf dem verlängerten Axentheile, der dieselben trägt (die meisten Ranunculaceen, Magnoliaceen, Rosaceen). Der monomere Fruchtknoten ist der Anlage nach immer einfächerig, doch kann er nachträglich auch falsche Fächer bekommen, in welchem Falle er nicht mit einem polymeren verwechselt werden darf; es bilden sich dann durch Wucherung der Innenseite des Carpells Leisten, welche als falsche Scheidewände den Hohlraum der Länge nach (Astragalus) oder der Quere nach (Cassia fistula) in Fächer theilen. Entsteht ein polymerer Fruchtknoten, so sind zwei, drei, vier, fünf oder mehr Carpelle in einem Kreise angelegt worden, in dessen Mitte die Blüthenaxe endigt, und diese vereinigen sich nun in folgender Weise. Entweder verwachsen die Car-

pelle nur mit ihren gegeneinander gekehrten Rändern, so dass der rechte des einen mit dem linken des anderen verschmilzt; dann ist der polymere Fruchtknoten einfächerig, und die Samenknospen stehen dann auf der Innenwand desselben oder auch auf dem innerhalb der Fruchtknotenhöhle endigenden Blüthenaxe. Oder die verwachsenen Carpellränder springen weiter nach innen vor, es bilden sich Kammern, die aber in der Mitte gegeneinander geöffnet sein können, wie bei den sogenanten unvollständig mehrfächerigen Fruchtknoten von Papaver, wo die unvollständigen Scheidewände mit den zahlreichen Samenknospen bedeckt sind. Häufiger aber schieben die Carpelle ihre verwachsenen Seitenränder so weit nach innen vor, dass sie als vollständige Scheidewände sich in der Axe des Fruchtknotens oder im Umkreise derselben berühren oder verwachsen, wobei nicht selten die verlängerte Blüthenaxe im Centrum mitwirkt (Fig. 539, 540, 541). Solche Fruchtknoten heißen zwei- oder mehrfächerig; die Zahl der Fächer hängt also von der Zahl der Carpelle ab. Dabei kann die Art der Verwachsung der Carpelle verschieden sein, je nachdem sie ihrer ganzen Länge nach mit ihren eingeschlagenen Rändern verschmelzen (Fig. 539) oder nur unten, während die oberen Partien sich eher wie ein Kreis von monomeren Fruchtknoten verhalten (Fig. 540, 541). Im mehrfächerigen Fruchtknoten

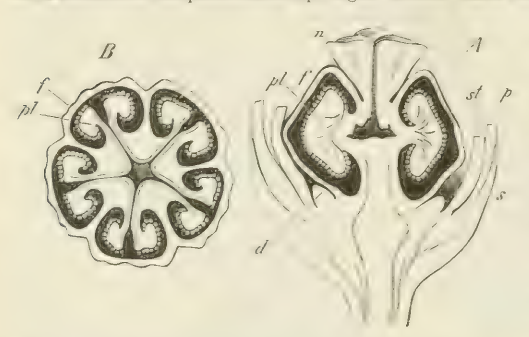


Fig. 539. Gynäceum von Pyrola umbellata; *A* im Längs-, *B* im Querschnitt durch den Fruchtknoten *f*; *s* Sepala, *p* Petala, *st* Filamente, *n* Narbe, *d* Nectardrüsen; *pl* die Placenten. Nach SACHS.

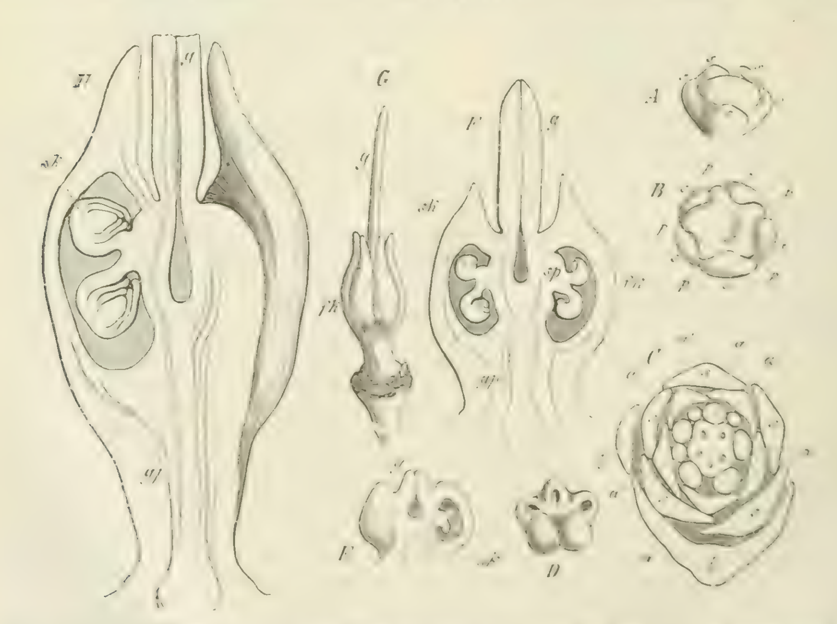


Fig. 540. Dictamnus Fraxinella, *A* junge Blüthenknospe nach Anlage der Sepala *s*; *B* ältere nach Anlage der Petala *p*; *C* noch ältere, wo die fünf Staubblätter *a* angelegt sind, zwischen denen noch fünf neue *a'* auftreten, von denen erst drei sichtbar sind; *b* Deckblatt, *b'* ein Vorblatt. — *D*—*H* Entwickelung des Fruchtknotens *fk*; *sk* Samenknospe, *gp* Gynophorum, *g* Griffel. Nach SACHS.

erscheinen die Samenknospen in den centralen Winkeln der Fächer, wie bei Fig. 540; häufig spalten sich aber die bis zum Centrum eingeschlagenen Carpellränder in zwei zurückgekrümmte Lamellen, die nun erst mitten in den Fachräumen zu den die Samenknospen tragenden Placenten anschwellen, wie bei Fig. 539; die beiden Placenten innerhalb eines Faches entsprechen also den Rändern desselben Carpelles, welches die Außenwand des Faches darstellt. Auch im polymeren Fruchtknoten können falsche Scheidewände entstehen. Bei Linum werden die fünf Fächer durch Scheidewände, die von den Medianen der Carpelle vordringen, jedoch das Centrum des Fruchtknotens nicht erreichen, nur unvollständig in je zwei Fächer getheilt. Dagegen wird bei den Labiaten und Boraginaceen allgemein der ursprünglich zweifächerige Fruchtknoten vierfächerig. Die in Fig. 542 dargestellte Entwickelungsgeschichte zeigt, dass der Fruchtknoten aus zwei vorn und hinten stehenden Carpellen verwächst, deren Ränder nach innen vordringend (I bis IV) eine rechte und eine linke Placenta (*pl*) bilden, an welcher, jedem Carpellrand entsprechend, je eine hintere und vordere Samenknospe entsteht. Zwischen die beiden Samenknospen eines Faches aber drängt sich eine Wucherung aus der Mediane des Carpelles hinein (*x* in IV und VI), welche das Fach in zwei einsamige Fächer theilt. Indem später

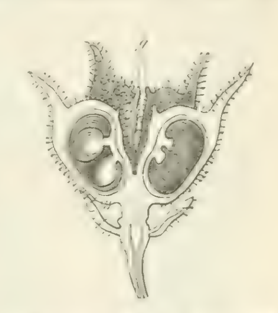


Fig. 541. Reife Frucht von Dictamnus Fraxinella; das vordere Carpell ist weggenommen, zwei seitliche geöffnet. Natürliche Größe. Nach SACHS.

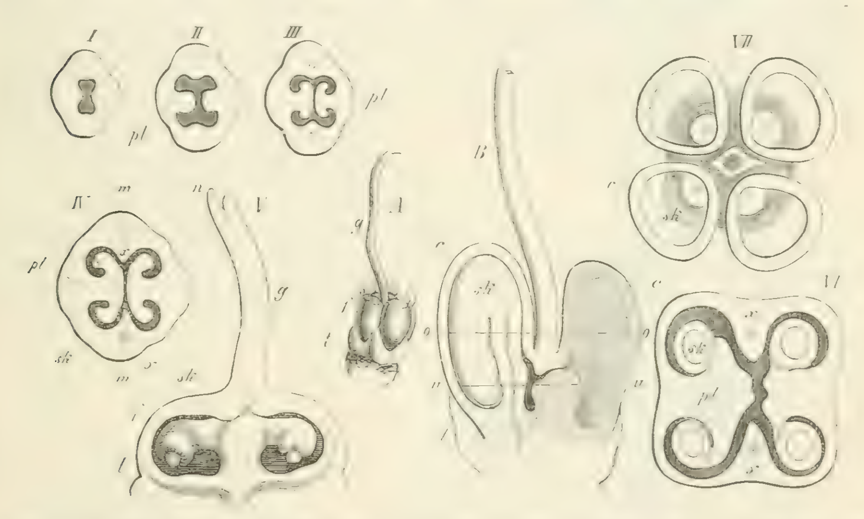


Fig. 542. Entwickelung des Fruchtknotens der Labiaten (Phlomis pungens), nach der Altersfolge *I* bis *VII*; *V* ist Längsschnitt, die anderen sind Querschnitte. *A* das Gynäceum der entwickelten Blüthe von außen gesehen; *B* ein solches im Längsschnitte; die Linien *o* und *u* entsprechen den Querschnitten *VII* und *VI*. — Es bedeutet *pl* die Placenta, *x* die falschen Scheidewände, *f* Fächer des Fruchtknotens, *sk* Samenknospe, *c* Wand des Carpells, *t* der Discus, *n* die Narbe. Nach SACHS.

die äußere Wandpartie jedes der vier Fächer sich stark nach außen und oben wölbt (*B*), wird die Trennung des Fruchtknotens in vier einzelne Partien, die sogenannten Clausen, noch auffallender, und schließlich trennen sich diese sogar als einsamige Theilfrüchte.

Der unterständige Fruchtknoten der epigynen Blüthen (Fig. 543) kommt, wie oben (S. 285) schon erwähnt, dadurch zu Stande, dass das Scheitelwachsthum der jungen Blüthenaxe verlangsamt wird oder völlig erlischt, während ihr periphe-

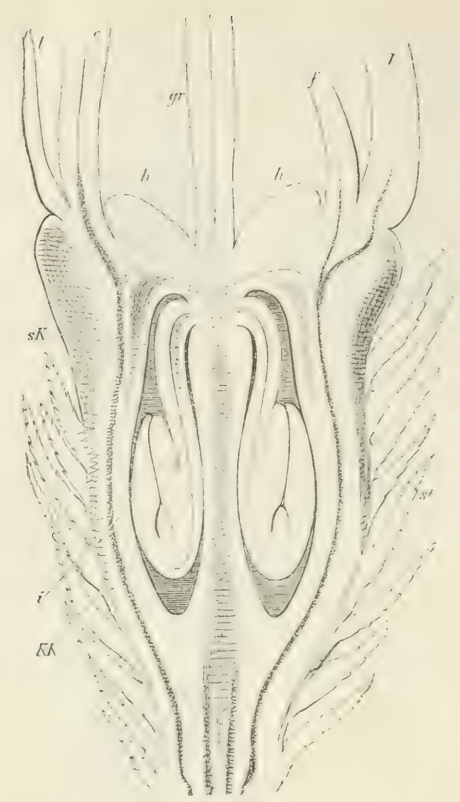


Fig. 543. Längsschnitt des unterständigen Fruchtknotens von Eryngium campestre; *l* Sepala, *c* Corolle, *f* Filament, *gr* Griffel, *h* Discus, *k k* Kern der Samenknospe, *i* Integument. Nach SACHS.

risches Gewebe sich als Ringwall erhebt, an dessen Rande die Blüthenblätter sich befinden (vergl. S. 12, Fig. 230); der Blüthenboden stellt jetzt ein oben zunächst noch offenes Hohlgebilde dar, welches sehr bald von den über der Höhlung sich zusammenneigenden Carpellen überdacht und verschlossen wird (Fig. 544). Der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt in der Tiefe der becher- oder schlauchförmig verlängerten Höhlung, die den Fruchtknoten darstellt, der hier also unterhalb der Insertion der Blüthenblätter sich befindet. Der unterständige Fruchtknoten kann ein- oder mehrfächerig sein. Im ersteren Falle stehen die Samenknospen entweder im Grunde der Fruchtknotenhöhle als endständiges oder seitliches Gebilde des Axenscheitels (Fig. 545) oder sie sind wandständig, d. h. es laufen zwei, drei, vier, fünf und mehr wulstförmige Placenten longitudinal von oben nach unten und tragen Doppelreihen oder mehrfache Reihen von Samenknospen (Orchidaceen, Opuntia); diese können als die an der Innenseite der Fruchtknotenwand hinablaufenden Verlängerungen der Carpellränder betrachtet werden. Dasselbe gilt von den longitudinalen Scheidewänden des mehrfächerigen unterständigen Fruchtknotens, welche, wie es oben bereits für den oberständigen Fruchtknoten geschildert wurde, ebenfalls entweder in der Mitte zusammentreffen und die Samenknospen

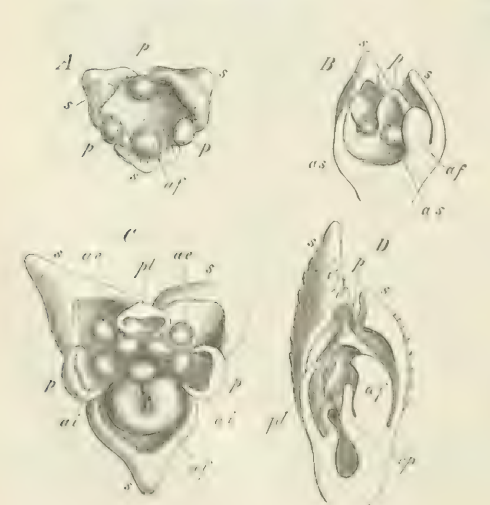


Fig. 544. Entwickelung der Blüthe der Orchidacee Calanthe veratrifolia, nach der Altersfolge *A*—*D*; *A* und *C* von oben, *B* und *D* im Längsschnitt gesehen. — *s* Sepala, *p* Petala, *pl* das zur Unterlippe sich entwickelnde Petalum; *af* die einzige Anthere, *ae* und *ai* abortirende Antheren des äußeren und inneren Kreises (bei *B* sind *as* die sterilen Staubblätter); *cp* in *D* eins der drei Carpelle. Nach PAYER.

in den axilen Winkeln der Fächer erzeugen (Fig. 513, S. 285), oder sich in zwei Lamellen spaltend zurückbiegen und die Samenknospen in der Mitte der Fachräume bilden (Cucurbitaceen). Wenn der unterständige Fruchtknoten zwei oder mehr wandständige Placenten oder Fächer besitzt, so muss er gleich dem entsprechend gebauten oberständigen als polymer bezeichnet werden, da sich dies auf die Anzahl der betheiligten Carpelle bezieht. Beispiele eines monomeren unterständigen Fruchtknotens scheinen dagegen sehr selten zu sein; Hippuris vulgaris dürfte hierher gehören; wie hier nur ein Staubblatt sich findet, so ist auch nur ein Carpell und in diesem nur eine hängende Samenknospe vorhanden (Fig. 546).

Der Griffel oder Staubweg (stilus) wird von dem oberhalb des Fruchtknotens verlängerten Carpell gebildet. Monomere Fruchtknoten haben daher nur einen (Fig. 537, S. 300; Fig. 546), polymere so viel Griffel als Carpelle vorhanden sind; doch können im letzteren Falle auch die Griffel mehr oder weniger weit verwachsen sein und erst

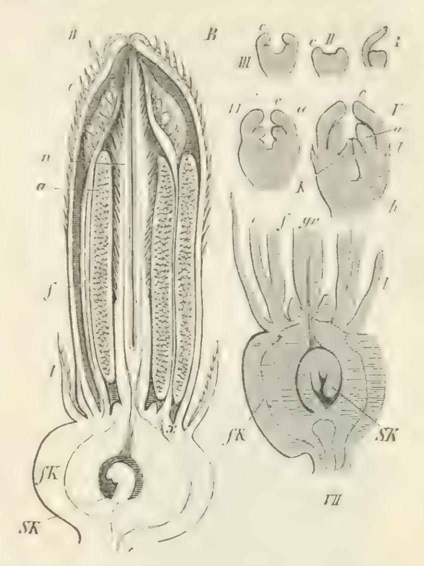


Fig. 545. Entwickelung der Blüthe von Helianthus annuus, nach der Altersfolge *I—VII* (*IV* und *VI* sind in der Figur verwechselt). Es bedeutet *c* Corolle, *l* Kelch, *f* Filamente, *a* Antheren, *x* das Basalstück, welches sich später zum untern Theil der Corollenröhre, der die Stamina trägt, entwickelt, *fK* unterständiger Fruchtknoten, *SK* Samenknospe, *K* Carpelle, *gr* Griffel. Nach SACHS.

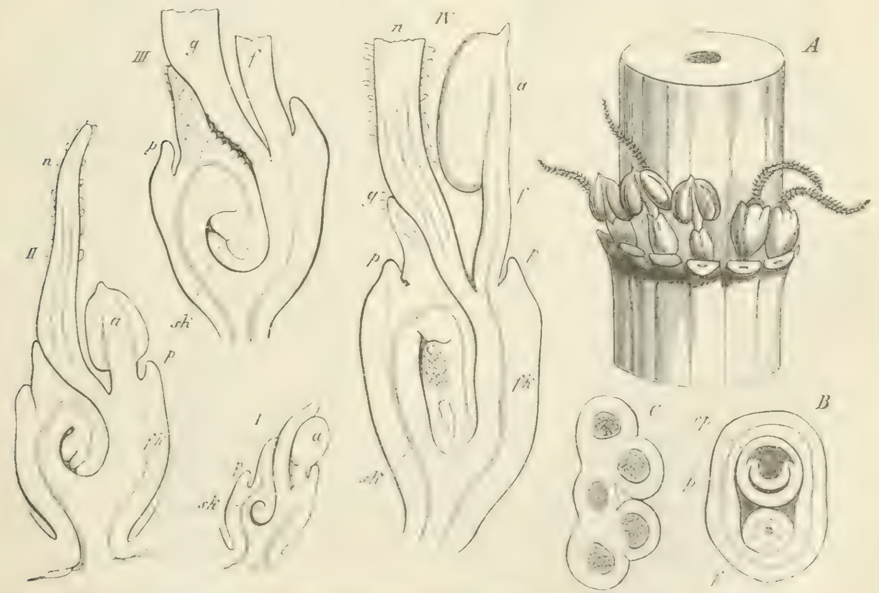


Fig. 546. Hippuris vulgaris. *A* Stück des Stengels, die Blätter des Quirles sind abgeschnitten, in ihren Axeln stehen die Blüthen. *B* Querschnitt einer Blüthe oberhalb des Fruchtknotens. *C* Querschnitt der Anthere. *I—IV* Längsschnitte durch Blüthen verschiedener Entwickelungsstadien. — *a* Anthere, *f* Filament, *g* Griffel, *n* Narbe, *p* Perigon, *fk* unterständiger Fruchtknoten, *sk* die hängende anatrope Samenknospe; *cp* bei *B* das Carpell. Nach SACHS.

weiter oben sich trennen. Wenn das Carpell durch späteres Wachsthum seines Fruchtknotenantheiles an der Rückenseite sich beträchtlich ausbaucht, so rückt die Ursprungsstelle des Griffels mehr an die axile Seite des monomeren Fruchtknotens (Fragaria) oder des Fruchtknotenfaches, oder er entspringt zwischen den erwähnten vier Clausen des Fruchtknotens der Labiaten und Boraginaceen (Fig. 542, S. 303). Der Griffel ist dazu bestimmt, die wachsenden Pollenschläuche nach der Fruchtknotenhöhle zu leiten. Damit steht im Zusammenhange, dass er inwendig von einem hohlen Längskanal, oder wenigstens von einer durch Verschleimung gelockerten Gewebemasse, dem leitenden Gewebe durchzogen ist, in welchem die Pollenschläuche hinabwachsen. Seine gewöhnliche Gestalt ist die cylindrische, fadenförmige; doch ist er oft sehr kurz; blumenblattartig verbreitert und gefärbt ist er bei Iris; bisweilen ist er auch verzweigt (Euphorbiaceen).

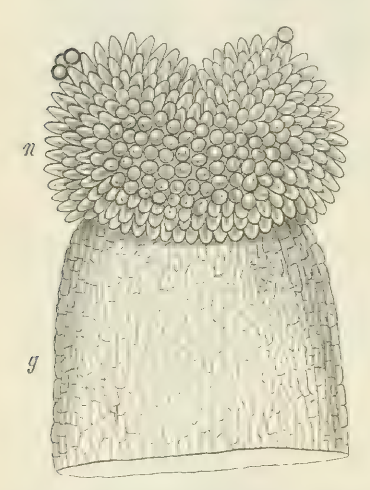


Fig. 547. Oberes Ende des Griffels *g* mit der Narbe *n* von Erysimum cheiranthoides. Die Narbe zeigt die Narbenpapillen und einige an denselben hängende Pollenkörner.

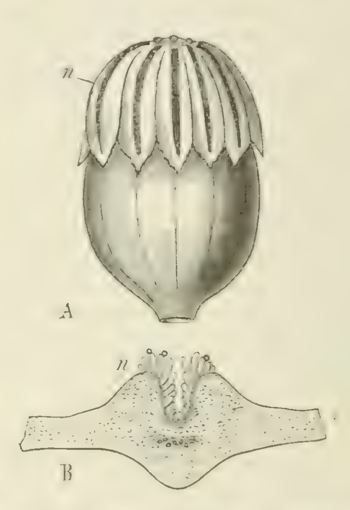


Fig. 548. *A* Fruchtknoten von Papaver somniferum mit der Narbe *a*. *B* einer der Narbenstrahlen im Querschnitt, an der Außenseite die mit Narbenpapillen *n* besetzte Rinne zeigend; an den Narbenpapillen hängen einige Pollenkörner. *A* schwach, *B* stärker vergrößert.

Die Narbe (stigma) ist der zur Aufnahme des Pollens bestimmte oberste Theil des Griffels. Sie ist jedoch dazu nur zur Zeit der Bestäubung geschickt, weil sie nur zu dieser Zeit mit einer klebrigen Ausscheidung und mit den für sie charakteristischen zarten Haaren oder kurzen Papillen bedeckt ist (Fig. 547). Die Narbe ist entweder nur ein gestaltlich nicht weiter verändertes Flächenstück des Griffelendes oder als ein besonderes Organ von sehr variabler Form an diesem abgegrenzt. Ist ein Griffelkanal vorhanden, so ist die Narbenfläche der Ausgang des offenen Griffelkanales (Viola). Die Drüsenbildung an der Narbenoberfläche beschränkt sich in den meisten Fällen darauf, dass die Epidermiszellen kurze Papillen bilden; bei den Gramineen wachsen sie zu langen Haaren aus, wodurch die Narben pinsel- oder federbuschförmig erscheinen. Bei Papaver (Fig. 548) bildet die Narbe einen mehrstrahligen Stern auf dem lappig getheilten Griffel; in der Mittellinie jedes Lappens läuft eine mit den Narbenpapillen ausgekleidete Rinne; letztere ist die Verwachsungsstelle der einander zugekehrten Seitentheile zweier benachbarter Fruchtblätter.

Literatur. R. Brown, Botan. Zeitg. 1843. pag. 193. — Payer, Organogénie de la fleur. Paris 1857. pag. 725. — van Tieghem, Recherches sur la structure du pistil. Mém. des savants étrangers. XXI. 1871. — Magnus, Zur Morphologie der Gattung Najas. Botan. Zeitg. 1869. pag. 772. — Rohrbach, Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf.

Freunde. Berlin 16. Nov. 1869. — HANSTEIN und SCHMITZ, Ueber Entwickelung der Piperaceenblüthen. Botan. Zeitg. 1870. pag. 38. — SCHMITZ, Blüthenentwickelung der Piperaceen. HANSTEIN's bot. Abhandl. II. Heft 1. — BEHRENS, Ueber den anatom. Bau des Griffels und der Narbe. Göttingen 1875. — CAPUS, Anatomie du tissu conducteur. Ann. des sc. nat. Bot. 6. sér. T. VII. 1878. — SCHWARZ und WEHSARG, Die Formen der Stigmata vor, während und nach der Bestäubung. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. XV. pag. 178. — Außerdem die S. 287 angegebene Literatur.

VI. Nectarien. Mit diesem Ausdruck bezeichnet man diejenigen drüsigen Secretionsorgane (I., S. 142), welche riechende und schmeckende (meist süße) Säfte (Honig oder Nectar) ausscheiden, die zur Anlockung der die Bestäubung vermittelnden Insecten dienen und sich deshalb auch nur in solchen Blüthen finden, welche auf diesem Wege bestäubt werden. Die allerverschiedensten morphologischen Theile der Blüthen können zu Nectarien ausgebildet werden; maßgebend für ihren Ort und ihre Form ist vielmehr in jedem Falle allein der Zweck, die Insecten zu denjenigen Bewegungen zu zwingen, bei welchen dieselben mit Sicherheit eine Uebertragung des Pollens von der einen Blüthe auf die Narbe einer anderen derselben Art vollziehen müssen (S. 325); daher finden sich die Nectarien im Allgemeinen tief unten zwischen den anderen Blüthentheilen. Sehr häufig erscheint das Nectarium als eine Wucherung der Blüthenaxe in Form eines durch Honigbedeckung glänzenden Ringwalles unter dem Fruchtknoten (Labiaten, Ericaceen, Citrus, Acer etc.) oder von vier oder sechs rundlichen Warzen zwischen den Filamenten (Cruciferen Fig. 549, Polygonum Fagopyrum etc.), oder in Form von drüsigen schwachen Protuberanzen an der Basis der Staubfäden bei Rheum (Fig. 553, S. 309). In epigynen Blüthen stellt das Nectarium häufig ein fleischiges Polster auf der Außenseite der über dem unterständigen Fruchtknoten zusammengewölbten Carpellbasen dar (Umbelliferen, Cornaceen, Elaeagnus), einen sogen. Discus epigynus bildend. Bisweilen gehören die Nectarien den Blüthenhüllblättern an: bei Fritillaria sind es seichte Gruben auf

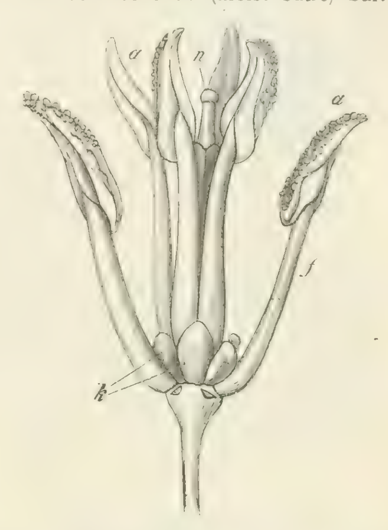


Fig. 549. Blüthe von Brassica Napus, nach Entfernung der Kelch- und Blumenblätter: *a* Antheren, *f* Filamente, *n* Narbe, *h* die Nectarien. Nach GOEBEL.

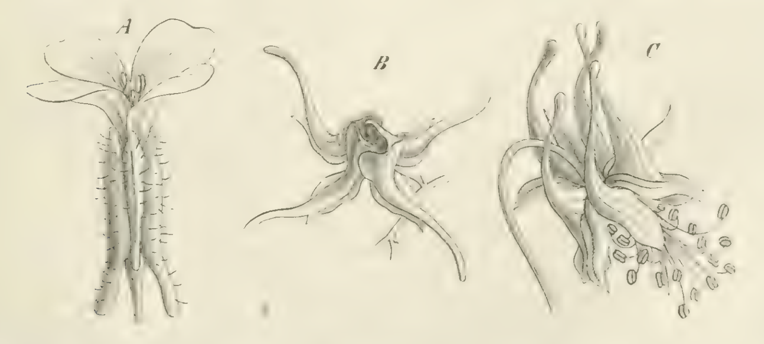


Fig. 550. Blüthen mit Spornbildungen an den Kelchblättern (*A* von Biscutella hispida) und an den Blumenblättern (*B* von Epimedium grandiflorum und *C* von Aquilegia canadensis). Nach SACHS.

der Innenseite der Perigonblätter über der Basis; häufiger sind es eigenthümliche dütenförmige, mit Honig gefüllte Aussackungen von Blüthenhüllblättern, die sogen. Sporne. Bei manchen Cruciferen ist es die Basis der Kelchblätter, die zu solchen Spornen wird (Fig. 550 *A*), bei Aquilegia und Epimedium die der Blumenblätter (Fig. 550 *B*, *C*). Bei den Orchidaceen ist es nach Pfitzer bald eine Ausbreitung der Blüthenaxe bald eine solche der Perigonblätter, welche zur Bildung des unter der Lippe stehenden Sporns führt. Vollständig in Nectarien umgewandelt sind die becherförmigen gestielten Petala von Helleborus, die schuhförmigen von Nigella und Aconitum, wo dafür die Kelchblätter petaloid ausgebildet sind (Fig. 551). Bei Viola bildet nur ein Blumenblatt einen hohlen Sporn, in welchen die beiden Auswüchse zweier Staubgefäße hinabragen, welche den Nectar abscheiden. Bei den Gesneraceen steht an Stelle eines abortirten Staubblattes ein Nectarium; in den weiblichen Blüthen von Cucumis ist das fehlende Andröceum, in den männlichen das Gynäceum durch ein Nectarium ersetzt. Als sogenannte Septaldrüsen (I., S. 142) treten Nectarien in den Scheidewänden der Fruchtknoten verschiedener Monocotylen auf, wo sie Hohlräume darstellen, die durch einen nach außen geöffneten Kanal den Honig abscheiden.

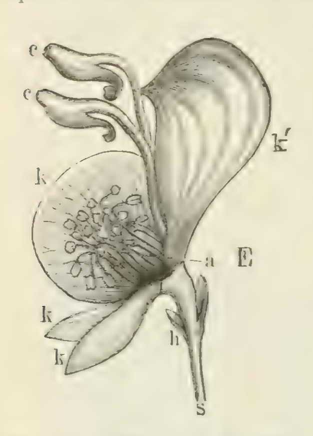


Fig. 551. Blüthe von Aconitum; *s* Blüthenstiel, *h* Vorblätter, *k k k* zwei vordere und eins der seitlichen Kelchblätter, das andere seitliche ist weggenommen, *k'* das hintere helmförmige Kelchblatt; *c c* die gestielten schuhförmigen zu Nectarien umgebildeten Petala; *a* Staubgefäße. Nach Prantl.

Literatur. Behrens, Die Nectarien der Blüthen. Flora 1879, wo auch die ältere Literatur zu finden ist.

VII. **Die Samenknospe** (ovulum), das dem gleichnamigen Organe der Gymnospermen, also dem Makrosporangium der Gefäßkryptogamen entsprechende Gebilde, ist bei den Angiospermen immer in der Fruchtknotenhöhle (S. 300) eingeschlossen. Die Ovula sind in der Regel sehr kleine rundliche knospenähnliche Körperchen, die indess mit unbewaffnetem Auge meist noch erkennbar sind; sie wachsen nach erfolgter Befruchtung zu den Samen heran. Die Zahl der Samenknospen in einem Fruchtknoten schwankt zwischen 1 und einer ungeheuer großen Menge; diese Zahlen- und besonders die Stellungsverhältnisse innerhalb des Fruchtknotens sind für die Unterscheidung der einzelnen Familien der Angiospermen von der größten Bedeutung, weshalb diese zuvörderst hier erläutert werden sollen.

Es sind immer bestimmte Stellen innerhalb des Fruchtknotens, welche mit den Samenknospen bedeckt sind, und diese werden generell als Placenta bezeichnet. Unter Bezugnahme auf den oben beschriebenen Bau des Fruchtknotens werden die folgenden Benennungen der Placentation verständlich sein: 1. wandständige (parietale) Placenta, wenn die Samenknospen an den Innenwänden der Fruchtknotenhöhle (Violaceen, Resedaceen, Orchidaceen, Butomus, Fig. 537) oder an den Flächen der Scheidewände, wo solche vorhanden (Papaver), meist in großer Anzahl sich befinden; 2. centralwinkelständige Placenta, wenn die Samenknospen in dem gegen die Blüthenaxe gekehrten inneren Winkel der Fächer eines mehrfächerigen Fruchtknotens sitzen (Liliaceen, Aristolochiaceen, Euphorbiaceen, Pomaceen und viele andere, Fig. 539, 540); 3. grundständige beziehendlich freie centrale Placenta, wenn im Grunde der Fruchtknotenhöhle, also auf dem Scheitel der hier endigenden Blüthenaxe eine einzige Samenknospe steht (Polygonaceen, Piperaceen, Najadaceen, Compositen etc. Fig. 545, 553) oder auf einer kopf- oder säulenförmigen Verlängerung, welche die Blüthenaxe in die Fruchtknotenhöhle hineinsendet, eine große Anzahl von Samenknospen inserirt sind (Caryophyllaceen, Primulaceen, Fig. 554 S. 310).

Entwickelungsgeschichtlich ist es von Interesse zu wissen, ob bei diesen verschiedenen Placentationsverhältnissen die Samenknospe ein Erzeugniss der Carpelle oder der Blüthenaxe ist. Es müssen nun auf Grund der Entwickelungsgeschichte, wie wir sie zum Theil schon bei der Erklärung des Fruchtknotens (S. 301—304) mitgetheilt haben, folgende genetische Beziehungen der Samenknospen angenommen werden:

A. Carpellbürtige Samenknospen, welche aus den Fruchtblättern entspringen, und zwar als:

1. randständige, aus den eingeschlagenen Rändern der Carpelle, was sowohl beim monomeren Fruchtknoten (Fig. 538) als auch beim polymeren der Fall sein kann, und zwar hier nicht bloß bei wandständiger Placenta (Violaceen, Resedaceen), sondern auch bei centralwinkelständiger Placenta (Fig. 540, 541, 542);

2. flächenständige, aus der Innenfläche der Fruchtblatthälften, wobei oft der Mittelnerv des Fruchtblattes freigelassen wird (Butomus Fig. 537); dazu auch die wandständigen Placenten auf den Scheidewänden von Papaver; bei den Nymphäaceen tragen entweder alle Stellen der Innenfläche des Fruchtblattes, auch die Mittellinie, oder nur die letztere die Samenknospen;

3) axelständige, aus der Basis der Carpelloberseite oder aus der Axel des Carpells entspringend, was besonders bei manchen monomeren Fruchtknoten der Fall ist, in denen ein oder zwei Samenknospen im unteren Innenwinkel stehen (Ranunculus Fig. 552, Sedum, Zanichellia).

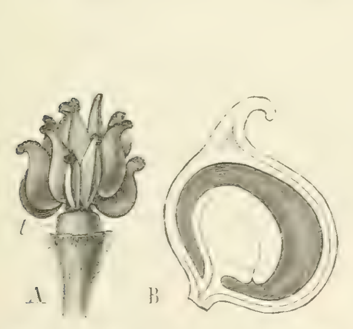


Fig. 552. Ranunculus acris. *A* das Gynäceum auf der Blüthenaxe *t*, aus zahlreichen monomeren Fruchtknoten bestehend; die übrigen Blüthentheile sind entfernt, *B* ein Fruchtknoten, der Länge nach aufgeschnitten, im Innern die axelständige anatrope Samenknospe, *A* schwach, *B* etwas mehr vergrößert.

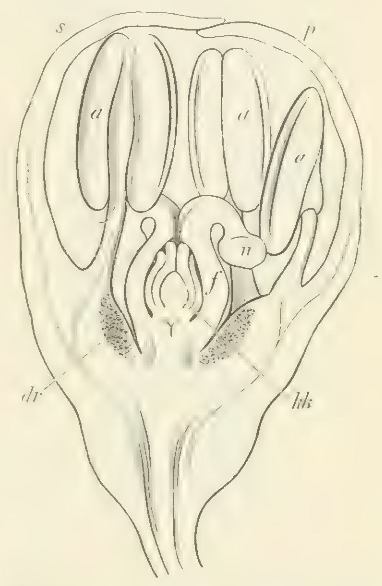


Fig. 553. Rheum undulatum, Längsschnitt der Blüthe; *s* Perigonblatt des äußeren Kreises, *p* ein solches des inneren; von den 9 vorhandenen Antheren sind 3 zu sehen *a a a*; *f* Fruchtknoten, *n* Narben, *kk* Kern der einzigen grundständigen oder terminalen aufrechten Samenknospe; *dr* Drüsengewebe am Grunde der Filamente, die Nectarien darstellend. Nach Sachs.

B. Axenbürtige Samenknospen, welche aus der Blüthenaxe innerhalb des Fruchtknotens entspringen, wobei die Carpelle keine Samenknospen tragen; und zwar sind die letzteren

4) terminal, wenn die Scheitelregion der Blüthenaxe selbst zum Knospenkern wird, wie es nach Magnus bei Najas, nach Hanstein und Schmitz bei den Piperaceen, nach Payer bei den Polygonaceen (Fig. 553) der Fall ist, und wozu auch die unten besonders erwähnten Loranthaceen gehören würden;

5) **lateral**, wenn sie neben oder unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehen. Hierher gehört zuerst der Fall, wo eine einzige grundständige Samenknospe vorhanden ist, die scheinbar auch terminal steht, aber doch neben dem zu wachsen aufhörenden Axenscheitel entsteht, was nach CRAMER, KÖHNE und BUCHENAU bei den Compositen zuzutreffen scheint. Außerdem gehören hierher die eigentlichen centralen Placenten, die eine Verlängerung der Blüthenaxe darstellen und zahlreiche Samenknospen tragen (Fig. 554). Es giebt aber auch Fälle, wo sich bis jetzt nicht sicher entscheiden lässt, ob die Samenknospen aus der Blüthenaxe oder aus den damit verschmolzenen Carpellrändern entstehen. So sind zwar bei der Mehrzahl der Caryophyllaceen die an der säulenförmigen centralen Placenta sitzenden zahlreichen Samenknospen höchst wahrscheinlich Erzeugnisse dieser Fortsetzung der Blüthenaxe; bei Cerastium und Malachium aber, wo der Fruchtknoten im unteren Theile fünffächerig ist, stehen die Samenknospen auf der axilen Seite jedes Faches, die anscheinend von dem Axenkörper selbst gebildet wird, in je zwei parallelen Reihen. Die Entwickelungsgeschichte zeigt hier nach PAYER, dass die in einem Quirl erscheinenden Carpelle mit ihren Rändern verschmolzen und mittelst dieser an der emporragenden Axe angewachsen sind; jedes bildet so zu sagen eine neben der Axe hängende Tasche; indem nun der Axenkörper sich erhebt, bilden die Carpellränder an ihm aufsteigenden radialen Scheidewände, so dass die Samenknospen wohl den Carpellrändern angehören könnten. Ebenso ist es in manchen Fällen mit mehrfächerigem Fruchtknoten und centralwinkelständiger Placenta, wo die Carpellränder mit dem im Centrum stehenden Ende der Blüthenaxe verschmolzen sind, zweifelhaft, ob man axenbürtige oder randständige carpellbürtige Samenknospen anzunehmen hat.

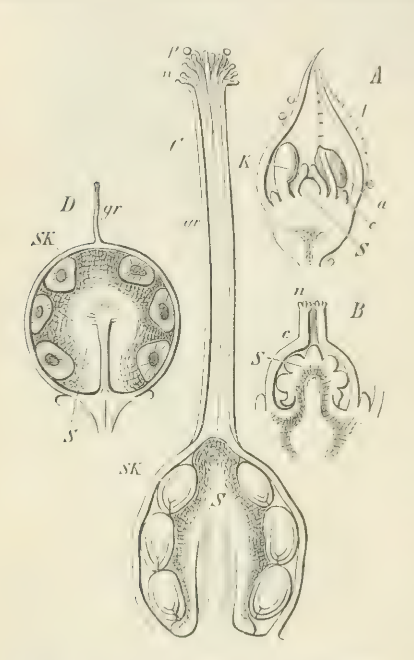


Fig. 551. Anagallis arvensis. *A* junge Blüthenknospe im Längsschnitt, *l* Kelchblätter, *c* Corolle, *a* Anthere, *K* Carpell, *S* Scheitel der Blüthenaxe. *B* das weiter entwickelte Gynäceum nach Anlegung der Narbe *n* und der Blüthenaxe oder centralen Placenta *S*. *C* das zur Befruchtung reife Gynäceum, *p* Pollenkörner auf der Narbe *n*, *gr* Griffel, *S* die centrale Placenta mit den Samenknospen *SK*. *D* unreife Frucht; die Placenta *S* ist so angeschwollen, dass sie den Raum zwischen den Samen *SK* ausfüllt. Nach SACHS.

So sehen wir, dass das Makrosporangium auch bei den Angiospermen gerade so, wie es bei den Gymnospermen und bei den Gefäßkryptogamen auch der Fall ist, bald an der Axe, bald an den Blättern, und zwar sowohl flächen- als randständig entspringt. Fasst man das Makrosporangium als ein den Fortpflanzungszwecken bestimmtes eigenes Organ auf, so kann man sich bei jener Thatsache beruhigen und dann verlieren auch die Erörterungen an Interesse, welche die Morphologen eine Zeit lang viel beschäftigten, nämlich auf welche vegetativen Organe die Samenknospen zurückzuführen seien, ob sie einen verschiedenen morphologischen Werth, als Caulom, Phyllom, Emergenz etc. besitzen oder ob sie in allen Fällen als Theile von Blättern zu betrachten seien, und zwar die flächenständigen als Auswüchse auf der Blattfläche, die randständigen als metamorphosirte Blattzipfel oder Fiederblättchen.

An den Samenknospen der Angiospermen unterscheiden wir folgende Theile (Fig. 555). Gewöhnlich ist ein mehr oder weniger langer Stiel, der **Funiculus** vorhanden, welcher der Länge nach von einem aus der Placenta eintretenden und am oberen Ende aufhörenden dünnen Fibrovasalstrang durchzogen ist; oft ist der

Funiculus sehr kurz oder fehlt ganz (Gramineen, Polygonaceen). Den wesentlichen Theil bildet der Knospenkern oder Nucellus, welcher von einem oder zwei Integumenten umgeben ist. Ein einziges Integument besitzen die meisten gamopetalen Dicotylen, zwei fast sämmtliche Monocotylen; bisweilen entsteht später noch eine dritte Hülle, der Arillus, der jedoch dann erst am Samen seine volle Ausbildung gewinnt (z. B. bei Myristica, Evonymus). Die Querzone, aus welcher das einzige oder die beiden Integumente entspringen, und welche der Basis des Knospenkernes entspricht, wird als Chalaza oder Knospengrund bezeichnet. Die Integumente



Fig. 555. Entwickelung der Samenknospe von Orchis militaris in der Reihenfolge der Zahlen. *VIII* ist Querschnitt von *I*. — *I* bis *VI* von der Seite und im optischen Längsschnitt gesehen, *VII* von vorn, wo der Funiculus hinten liegen würde. — Es bedeutet *xx* die axile Zellreihe, deren obere Zelle zum Embryosack *e* wird; *f* Funiculus; *ii* das innere, *ai* das äußere Integument: *K* Knospenkern; *es* die Mikropyle; *h* ein Intercellularraum. Bei *VII* ist das Gewebe des Knospenkerns völlig durch den Embryosack *e* verdrängt. 550fach vergrößert. Nach SACHS.

wachsen am Knospenkern hinauf und bilden an dem der Chalaza entgegengesetzten Ende die Mikropyle, d. h. sie verwachsen hier nicht, sondern lassen einen engen, direct nach dem Knospenkern führenden Kanal frei. Häufig, besonders bei den Monocotylen wird die Mikropyle nur von dem den Knospenkern überragenden inneren Integument gebildet; bei vielen Dicotylen wächst das äußere Integument noch über die Mündung des inneren hinauf, so dass der Mikropylenkanal am äußeren Ende (Exostom) von dem äußeren, an seinem inneren Theile (Endostom) vom inneren Integument gebildet wird. Meist sind die Integumente nur wenige Zellschichten dick, hautartig; wenn nur ein Integument vorhanden ist, wird dieses oft dick und massig, während der Nucellus vor der Befruchtung ziemlich klein bleibt (Fig. 556). —

Gerade, atrop oder orthotrop heißt die Samenknospe, wenn der Funiculus sehr kurz bleibt und in seiner geradlinigen Verlängerung Chalaza und Mikropyle liegen, wie es bei den terminalen axenbürtigen Samenknospen der Fall ist (Polygonaceen, Piperaceen). Campylotrop werden die Samenknospen genannt, wenn der Knospenkern sammt seinen Hüllen selbst gekrümmt ist, wie bei den Gramineen, Caryophyllaceen und einigen anderen. Die gewöhnlichste Form bei den Angiospermen ist aber die anatrope; hier ist der Kern sammt den Hüllen rückläufig, nämlich vom Ende des Funiculus gegen dessen Basis hin umgewendet, die Mikropyle dieser zukehrend (Fig. 555, 556); in diesem Fall wird der an der einen Seite der Samenknospe hinlaufende und mit ihr verwachsene Funiculus als Raphe bezeichnet. Alle diese Verhältnisse der Samenknospen sind gewöhnlich für ganze Familien charakteristisch.

Die Samenknospen entstehen nicht wie die Sporangien der meisten Gefäßkryptogamen aus Epidermiszellen; der kleine Höcker, den sie zuerst darstellen (Fig. 556) und der entweder die Spitze der Blüthenaxe einnimmt, oder aus einer Zellgruppe der Placenta hervorgeht, entsteht durch Hervorwölbung der Epidermis und einer

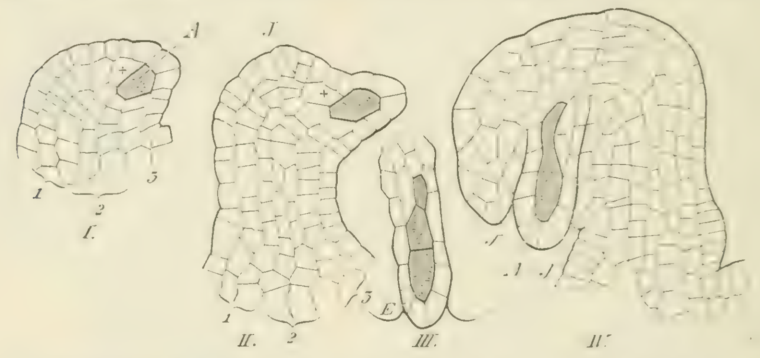


Fig. 556. Entwickelung der anatropen Samenknospe von Verbascum phoeniceum im Längsschnitt. *I* jüngster Zustand, wo die Samenknospe ein kleines Zäpfchen ist, welches durch stärkeres Wachsthum der linken Seiten bereits gekrümmt ist. *A* Mutterzelle des Embryosackes (Archespor). *II* zeigt bei *J* die Anlage des einzigen Integumentes. *III* Theilung der Embryosackmutterzelle in 3 Zellen. *IV* noch älteres Stadium als *II*, wo aber die Embryosackmutterzelle noch nicht getheilt ist. Nach Warming.

oder mehrerer subepidermaler Zellschichten. Der obere Theil des Höckers wird zum Nucellus, der untere zum Funiculus; unterhalb des Nucellus sprossen in Form eines Ringwalles die Integumente hervor, von denen immer das innerste zuerst, dann das äußere und endlich meist viel später das dritte, der Arillus, entstehen, also in basipetaler Aufeinanderfolge. Die später anatropen Samenknospen stellen Anfangs auch einen ziemlich geraden Gewebezapfen dar, der sich aber an der Stelle, wo das Integument aus ihm hervorsprosst, alsbald durch einseitig stärkeres Wachsthum deutlich und immer stärker einkrümmt (Fig. 555). — Bei den Balanophoraceen, Santalaceen und Loranthaceen ist eine äußerlich begrenzte Samenknospe nicht zu unterscheiden; man nimmt hier an, dass ein nackter, d. h. integumentloser Nucellus, der auf einer axilen Placenta steht, vorhanden ist und der sehr frühzeitig mit dem Carpellargewebe innig verwächst; nur der Ort desselben ist durch die in einem scheinbar homogenen Gewebe liegenden Embryosäcke angedeutet. Bei den Loranthaceen (Viscum) verwachsen nach Treub und Jost die beiden Fruchtblätter mit einander bis zum völligen Verschwinden eines anfangs zwischen ihnen vorhandenen Spaltes; an dem letzteren endigt die Blüthenaxe und in der hypodermalen Zellschicht dieses Axenendes ist der Ort der Entwickelung der Embryosäcke; die Samenknospen sind also hier eigentlich zu einfachen Makrosporen (Embryosäcken) rückgebildet, welche im Axenende der Blüthe entstehen.

Die Vorgänge, welche im jungen Nucellus zur Bildung des Embryosackes oder der Makrospore führen, zeigen nach den Untersuchungen Strasburger's und

WARMING's Uebereinstimmungen mit den analogen Vorgängen in den Pollensäcken oder Mikrosporangien der Angiospermen sowie in den Sporangien der Gymnospermen und Gefäßkryptogamen. STRASBURGER beschreibt dieselben an der terminal axenbürtigen Samenknospe von Polygonum divaricatum folgendermaßen. Die hypodermale Endzelle der axilen Zellreihe des Nucellus (Fig. 557 I. *b*) ist das Archespor; sie theilt sich in eine obere und eine größere untere; erstere, in unserer Figur mit *t* bezeichnet, entspricht der Schicht- oder Tapetenzelle im Mikrosporangium (S. 212), die andere, mit *em* bezeichnet, ist die Mutterzelle des Embryosackes. Letztere theilt sich nun durch Querwände in zwei, dann vier Zellen (Fig. 557 *II* u. *III*); nur die untere derselben entwickelt sich weiter und wird zum Embryosack; sie wächst nämlich in solchem Grade, dass sie sowohl die seitlich angrenzenden Zellen des Nucellargewebes als auch jene drei oberen Zellen zusammendrückt und einen desorganisirenden Einfluss auf sie ausübt; schließlich bedeckt nur noch eine aus stark lichtbrechender Substanz bestehende Kappe den Scheitel der Makrospore (Fig. 557 *V*). Man kann also, wie GÖBEL betont, in den aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Zellen ein sporogenes Gewebe erblicken, welches im Verlaufe der Entwickelung rudimentär geworden ist, indem von seinen Zellen gewöhnlich nur eine direct, nämlich ohne Viertheilung, zur Makrospore wird. Während dieser Vorgänge theilt sich der Kern des Embryosackes und einer der beiden Toch-

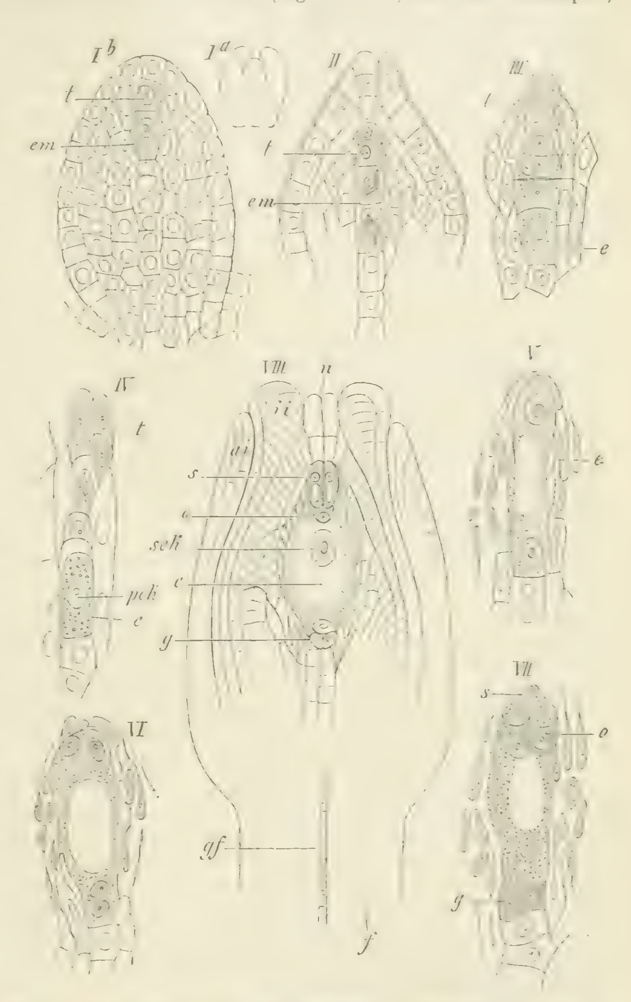


Fig. 557. Entwickelung des Embryosackes von Polygonum divaricatum *Ia* Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten mit der terminalen Samenknospe. *Ib* Längsschnitt durch eine Samenknospenanlage vor Anlegung der Integumente; *em* Embryosack (Archespor), *t* Schichtzelle. *II* älteres Stadium, wo die Embryosackmutterzelle *em* in zwei Zellen getheilt ist, in beiden der Kern in Theilung begriffen. *III* viergetheilte Embryosackmutterzelle (sporogener Zellcomplex), die unterste dieser Zellen *e* wird die andern verdrängend zum Embryosack in *IV*; *pek* primärer Kern desselben. Dieser in *V* in zwei Tochterkerne getheilt, aus denen in *VI* und *VII* der Eiapparat, nämlich Eizelle *o* und Gehilfinnen (Synergiden) *s*, sowie die Gegentüßler *g* hervorgehen. *VIII* Längsschnitt durch eine befruchtungsfähige Samenknospe; *ii* inneres, *ai* äußeres Integument, *n* Knospenkern, *f* Funiculus mit seinem Gefäßbündel *gf*. Nach STRASBURGER.

terkerne wandert in das obere, der Mikropyle zugekehrte, der andere in das untere Ende des Embryosackes. Jeder der beiden Kerne theilt sich nun nochmals, und diese Theilung wiederholt sich bei jedem Tochterkerne; es liegen also nun am oberen und am unteren Ende des Embryosackes vier Zellkerne, jene bilden den Eiapparat, diese die Gegenfüßlerzellen oder Antipoden. Von diesen umgeben sich nun nach Strasburger je drei mit Protoplasma und werden so zu nackten Zellen, während je ein Zellkern unverändert bleibt (Fig. 557 *VII*). Die drei oberen Zellen, früher alle als »Keimbläschen« bezeichnet, stellen den Eiapparat dar; eine derselben liegt etwas tiefer als die beiden anderen, es ist die Eizelle oder das Ei, die beiden anderen, welche nur eine vermittelnde Rolle bei der Befruchtung spielen, werden Gehilfinnen oder Synergiden genannt. Die Gegenfüßlerzellen gehen später, ohne eine erkennbare Rolle gespielt zu haben, zu Grunde. Die beiden unverwendeten Zellkerne aus der oberen und unteren Zellgruppe rücken gegen die Mitte des Embryosackes und vereinigen sich dort zu einem größeren Kern, welcher nun den Kern des Embryosackes darstellt (Fig. 557 *VIII*). Der Vergleich mit den analogen Vorgängen bei den Gymnospermen (S. 249) legt es nahe, die Gegenfüßlerzellen als ein rudimentäres Prothallium und den Eiapparat vielleicht als rudimentäre Archegonienbildung zu deuten.

Unwesentliche Abweichungen von den soeben geschilderten Vorgängen und sonstige Besonderheiten sind allerdings vielfach bekannt. So giebt in manchen Fällen z. B. bei Orchidaceen die Embryosackmutterzelle nach oben keine Tapetenzelle ab. Bei anderen Pflanzen wieder (z. B. Mercurialis) wird durch Wachsthum und wiederholte Theilung der Tapetenzelle der Embryosack tief ins Gewebe des Nucellus versenkt. Auch in der Zahl der Theilungen, welche die Embryosackmutterzelle erleidet, sind von Guignard besonders an Leguminosen manche Ungleichheiten beobachtet worden. Nicht selten kommen mehrere Embryosackmutterzellen vor, und man findet dann manchmal, z. B. bei Rosa, auch in der fertigen Samenknospe mehrere Embryosäcke; ob dieselben aus Spaltung einer einzigen Zelle hervorgehen, ist nicht bekannt; Strasburger fand bei Rosa livida in der jungen Samenknospe vier hypodermale Embryosackmutterzellen, die im Wesentlichen sich so weiter entwickeln wie sonst die einzige Archesporzelle. — Die Zerstörung des über dem Embryosack liegenden Gewebes schreitet bisweilen so weit fort, dass der Scheitel des Embryosackes frei hervortritt und in die Mikropyle hineinragt (Crocus, Labiaten) oder sogar aus dieser als langer Schlauch herauswächst (Santalum). Auch der untere Theil des Embryosackes wächst bisweilen zu blinddarmartigen Fortsätzen an, welche in das Gewebe der Samenknospe eindringen; sie spielen wohl die Rolle von Haustorien, welche Nährstoffe aus der Umgebung zuleiten (Labiaten, Rhinanthus, Lathraea). Während bei der überwiegenden Mehrzahl der Angiospermen die Gehilfinnen keine besonderen Gestaltsveränderungen erfahren und von der Membran des Embryosackes bedeckt bleiben, zeigen sie, wie schon seit Schacht bekannt ist, bei Santalum, wo übrigens der Eiapparat ausnahmsweise nur aus zwei Zellen besteht, ferner bei Crocus, Gladiolus etc. eine starke schlauchartige Verlängerung, welche den Embryosackscheitel durchbrechend aus demselben herausragt und eine starke Längsstreifung der Membran erkennen lässt; dieser Verlängerung hatte man früher den Namen Fadenapparat gegeben.

Literatur. R. Brown, Vermischte bot. Schriften, übersetzt von Nees v. Esenbeck. Nürnberg 1825—34. — Cramer, Bildungsabweichungen u. morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. Zürich 1864. — Köhne, Blüthenentwickelung bei den Compositen. Berlin 1866. — Celakovsky, Morphologische Bedeutung der Samenknospen. Flora 1874. — Bot. Zeitg. 1875, Nr. 9. 1877, pag. 137 u. 305. — Ueber Placenten. Abhandl. d. böhm. Ges. Prag 1875 u. 1876. — Warming, Recherches sur la ramification des Phanérogames. Kopenhagen 1872. — Bemerkungen über das Eichen. Bot. Zeitg. 1874. Nr. 30. — De l'ovule. Ann. des sc. nat. 1878. — Jönsson, Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerne. Lunds Univ. Årsskrift. XVI. — Hofmeister, Neue Beiträge etc. Abhandl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. VI u. VII. — Schacht, Pringsheim's

Jahrb. f. wiss. Bot. I. u. IV. — SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874, pag. 553—561. — STRASBURGER, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879. — TREUB, Observations sur les Loranthacées. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg 1881. pag. 54. — GOEBEL, Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der Sporangien. Botan. Zeitg. 1881. — GUIGNARD, Bulletin de la soc. bot. de France. XXVIII. 1881. pag. 197 u. 231. — Ann. des sc. nat. 6. sér. Bot. T. XII. 1881—82. pag. 1. — JOST, Zur Kenntniss der Blüthenentwickelung der Mistel. Botan. Zeit. 1888. pag. 357. — Außerdem die S. 306 angeführte Literatur.

VIII. Stellungsverhaltnisse und Entstehungsfolge der Blüthentheile. Nachdem wir die verschiedenen Arten der Blattgebilde der Blüthe kennen gelernt haben, ist nun noch der Zahl- und Stellungsverhältnisse zu gedenken, die sie in den Blüthen der verschiedenen Angiospermen aufweisen. Es ist eine fast allgemeine Regel, dass an dem die Blüthe darstellenden Sprosse andere Blattstellungen als außerhalb der Blüthe derselben Pflanze herrschen, wie wir ähnliche Abweichungen hinsichtlich der Verzweigungsverhältnisse ja schon bei den Inflorescenzen vielfach gefunden haben. Das Aufhören des Scheitelwachsthums des Blüthenbodens, die oft starke Verbreiterung oder selbst Aushöhlung desselben während der Anlage der Blüthenblätter beeinflussen Stellung und Entstehungsfolge der letzteren oft in hohem Grade. Doch sind bei den verschiedenen Angiospermen diese Verhältnisse so constant, dass sie für die Systematik zur Charakterisirung der Familien und sonstiger Verwandtschaften den größten Werth haben.

Da die Blüthe in der Regel seitlich an einer Mutteraxe steht, so ist für sie zunächst der oben erläuterte Begriff der Mediane (S. 27) festzuhalten, wonach wir also die Theile der Blüthe als median vorn und median hinten, so wie rechts und links gestellt unterscheiden; außerdem kann auch noch von einer diagonalen Stellung geredet werden, wenn es sich um Ebenen handelt, welche die rechten Winkel zwischen der Mediane und der sie schneidenden Transversalebene halbiren.

Hinsichtlich der Stellung der Blüthenblätter unter sich sind letztere entweder spiralig (S. 28) oder in Quirlen, Kreisen (cyklisch, S. 31) angeordnet.

Blüthen, bei denen das Erstere der Fall ist, werden acyklische genannt. Diese scheinen nur auf gewisse Abtheilungen der Dicotylen beschränkt zu sein (Nymphäaceen, Ranunculaceen, Magnoliaceen, Calycanthaceen). Die Blüthenblätter, besonders Staubblätter und Carpelle, sind in den acyklischen Blüthen gewöhnlich in großer und unbestimmter Anzahl vorhanden und oft fällt dabei der Uebergang von einer Blattformation zur anderen (vom Kelch zur Corolle, von dieser zum Andröceum) nicht mit bestimmten Umläufen der Spirale zusammen. Wenn dieses aber der Fall ist oder wenn einzelne Blattformationen wirklich cyklisch, die anderen aber spiralig geordnet sind, so nennt man die Blüthe hemicyklisch, z. B. bei vielen Ranunculaceen, wo die Blüthenhülle cyklisch, Andröceum und Gynäceum spiralig sind.

Bei der übergroßen Mehrzahl der Angiospermen sind die Blüthen cyklisch, d. h. die Blätter sämmtlicher Formationen bilden Quirle. Es gelten dann die für die Stellung seitlicher Glieder überhaupt gebräuchlichen Bezeichnungen auch hier. Die Blüthenblattkreise heißen also nach der Anzahl ihrer Blätter zwei-, drei-, vier-, fünf- etc. gliederig oder dimer, trimer, tetramer, pentamer etc. Für die meisten Monocotylen ist die Dreizahl in den Blüthenblattkreisen charakteristisch, bei vielen Dicotylen herrscht die Fünfzahl; dimere Blüthen haben z. B. Circaea, Majanthemum, tetramere Oenothera, viele Rubiaceen, Celastraceen etc., hexamere Lythrum, heptamere als seltensten Fall Trientalis. Noch höhere Zahlen in wirklichen Quirlen zeigt z. B. das Andröceum und Gynäceum von Sempervivum. In cyklischen Blüthen mit gleichzähligen Quirlen müssen natürlich die Blätter gewisser Formationen über einander stehen, also Orthostichen bilden (S. 27); sie werden dann superponirt genannt; und man redet z. B. von episepalen, resp. epipetalen Gliedern, z. B. Staubgefäßen, wenn dieselben den Kelch- oder den Kronenblättern superponirt sind.

Um nun die Zahl und Stellung der Blüthentheile in einem Schema zu versinn-

lichen, durch welches die Vergleichung zahlreicher Blüthen in dieser Hinsicht möglichst erleichtert wird, ist gerade hier die Construction des Diagrammes (S. 27) am Platze. Das **Blüthendiagramm** stellt also die Blüthe mit allen ihren Blättern im Grundriss dar, wodurch alle Zahlen- und Stellungsverhältnisse genau zum Ausdruck kommen. An einigen Beispielen, die wir hier zur vorläufigen Orientirung hin-



Fig. 558. Diagramm der Blüthe von Lilium, Fig. 559 von Linum usitatissimum, Fig. 560 von einer Papilionacee. Die aufeinanderfolgenden Kreise von außen nach innen bedeuten: Kelch, Blumenkrone (beziehendlich zwei Perigonkreise), ein oder zwei Staubblattkreise, Gynäceum. Der Punkt oben bedeutet die Stellung der Hauptaxe des Blüthenstandes, also die hintere Seite der Blüthe.

stellen (Fig. 558, 559, 560), wird man die Principien, nach denen solche Constructionen entworfen werden, sich leicht klar machen. Die Blüthenaxe ist senkrecht gedacht und das Ganze stellt die Horizontalprojection dar. Die Querschnitte der Blüthenaxe, welche die verschiedenen von außen nach innen, resp. von unten nach oben auf einander folgenden Blattgebilde tragen, sind als concentrische Kreise verzeichnet. Die Blüthenblätter selbst sind in der ungefähren Form ihres Querschnittes gezeichnet, also die Blüthenhüllblätter als breite dünne Blätter, das Androceum nach dem Querschnitt der Anthere, das Gynäceum als ein vereinfachter Querschnitt des Fruchtknotens. Der Punkt oberhalb des Diagramms giebt immer die Lage der Mutteraxe der Blüthe an, der abwärts gekehrte Theil ist also der vordere.

Als die wichtigsten und allgemeinsten Gesetze bezüglich der Stellungsverhältnisse und Entstehungsfolge der Blüthenblätter dürfen gelten: die einzelnen Formationen der Blüthe, insbesondere also die Blüthenblattquirle, entstehen in acropetaler Folge und die auf einander folgenden Quirle alterniren mit einander. Man erkennt hierin dieselben Hauptgesetze, die wir schon in der allgemeinen Morphologie bezüglich der seitlichen Glieder überhaupt aufgestellt haben. Nichts destoweniger kommen in den Blüthen hiervon mancherlei Abweichungen vor, auf welche wir hier generell aufmerksam machen wollen.

Die Alternation der Quirle wird schon durch die häufige Ungleichzähligkeit der einzelnen Blattkreise einer und derselben Blüthe gestört. Zwar giebt es sehr viele Familien oder Gattungen, wo sämmtliche Quirle der Blüthe gleichzählig sind; so unter den Monocotylen die Juncaceen, Liliaceen, Iridaceen etc., wo die Dreizahl, unter den Dicotylen die Linaceen, Geraniaceen, manche Caryophyllaceen, Ericaceen Celastraceen, Menispermaceen, wo die Fünf- resp. Vier- oder Dreizahl herrscht. Aber sehr oft treten, besonders im Gynäceum, andere Zahlen auf als in den übrigen Kreisen, und zwar gewöhnlich eine Verminderung; so haben die Violaceen und Droseraceen ein dreigliedriges, die Umbelliferen, Labiaten, Scrofulariaceen etc. ein zweigliedriges, die Papilionaceen ein eingliedriges Gynäceum, während die übrigen Formationen der Blüthen aller dieser Pflanzen fünfgliedrig sind. Andererseits kommen auch die Glieder eines Quirles zahlreicher sein als die des vorhergehenden. Hierzu darf man nun freilich nicht ohne Weiteres alle die vielen Fälle rechnen, wo doppelt soviel Staubgefäße als Blumenblätter vorhanden sind (diplostemone Blüthen); denn gewöhnlich handelt es sich hier um zwei alternirende Staubgefäßkreise, deren jeder ebensoviel Glieder wie die Corolle hat und die nur scheinbar einen einzigen Kreis bilden, meist sogar deutlich in ungleichen Höhen stehen. Wohl aber kommen namentlich im Androeceum Fälle vor, wo die Glieder eines und desselben Kreises

wirklich zahlreicher sind, als die des vorhergehenden. Dies kann auf zweierlei Weise geschehen. Entweder sind außer den Gliedern, die man erwarten muss, noch andere vorhanden, welche die Lücken zwischen jenen ausfüllen; so in Blüthen mit sehr zahlreichen Staubgefäßen, wie bei Papaveraceen, Cistaceen etc. Oder man findet, dass an der Stelle jedes der zu erwartenden Staubgefäße, deren zwei oder mehrere stehen, ein Verhältniss, was man als Dédoublement bezeichnet. So hat z. B. Butomus umbellatus drei äußere und drei innere Perigonblätter; darauf folgen zwei Staminalkreise, aber nur der innere ist dreizählig, in dem äußeren stehen an Stelle jedes Staubgefäßes deren zwei paarweise beisammen, so dass dieser Kreis sechszählig ist (Fig. 537, S. 300). Nach Eichler lassen sich die Blüthen der Cruciferen und Cleomeen (eine Abtheilung der Capparidaceen) von einem Typus ableiten, der durch Fig. 561 *A* dargestellt ist

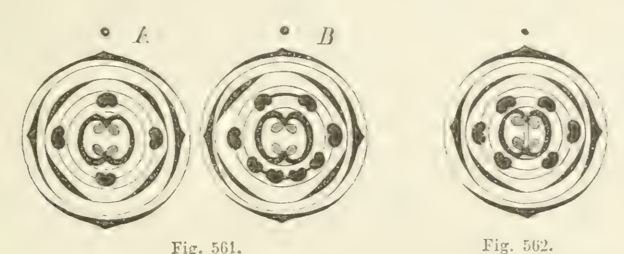


Fig. 561. Fig. 562.

Fig. 561. Diagramme der Blüthen von Capparidaceen: *A* Cleome droserifolia, *B* Polanisia graveolens. — Fig. 562. Diagramm der Blüthe der Cruciferen.

und bei Cleome droserifolia, Arten von Lepidium und Capsella wirklich vorkommt. Diese typische Blüthe besteht also aus zwei medianen unteren, zwei lateralen oberen Kelchblättern, vier diagonal gestellten Blumenblättern, zwei lateralen unteren, zwei medianen oberen Staubblättern und zwei lateralen Carpellen. Von diesem Typus werden nun dadurch Abweichungen hervorgebracht, dass an Stelle je eines der oberen (inneren) Staubgefäße bei den Cruciferen allgemein zwei (Fig. 562), bei den Cleomeen, bald zwei bald mehr (Fig. 561 *B*) auftreten. Aehnliche Verhältnisse finden sich nach Goebel bei den Rosaceen. Bei einigen Arten derselben folgen auf die fünfzählige Corolle nur fünf Staubgefäße in der gewöhnlichen Alternation; bei anderen kommt noch ein zweiter innerer Staminalkreis hinzu, der aber durch Dedoublement zehngliederig ist; wieder andere haben schon im ersten Staminalkreise durch Verdoppelung 10 Glieder, und es folgen darauf noch 10 Stamina, die aber, wie ich bei Potentilla anserina finde, zwei einfachen Kreisen angehören, welche in regelrechter Alternation auf den äußeren Kreis folgen und von denen der innerste aus den längsten, der vorhergehende aus den kürzesten Staubgefäßen besteht. In der Gattung Rubus kommen nach Goebel weitere Veränderungen vor, indem nach Erscheinen der ersten zehn Staubblattanlagen bald an den episepalen, bald an den epipetalen Punkten eine Mehrzahl von Staubgefäßen auftritt. Besonders in diesen letzteren Fällen kann man sich nach Goebel überzeugen, dass durch stärkeres Wachsthum der betreffenden Regionen des Blüthenbodens der für eine größere Anzahl von Seitengliedern erforderliche Raum geschaffen wird, so dass es also nicht unberechtigt ist, die Erscheinungen des Dédoublements überhaupt als von den Raumverhältnissen des Blüthenbodens und von den Größenverhältnissen der darauf entstehenden Organanlagen abhängig zu betrachten. Jedenfalls darf man das Dedoublement nicht so auffassen, als sei die Anlage des zu erwartenden einzelnen Blattes wirklich gespalten worden; denn die Entwickelungsgeschichte lässt davon nichts erkennen, man sieht vielmehr die beiden Glieder gleich anfangs als gesonderte Anlagen auf dem Blüthenboden erscheinen.

Eine andere scheinbare Störung des Gesetzes der Alternation der Blattquirle der Blüthe liegt in dem nicht seltenen Vorkommnisse, dass die Glieder zweier auf einander folgender Kreise superponirt sind. Zur Erklärung dieses Verhältnisses ist in einigen Fällen die Annahme begründet, dass zwischen beiden Kreisen ein Quirl

normal unterdrückt ist. So haben die Chenopodiaceen fünf Stamina, welche den fünf Perigonblättern superponirt sind; die Sache erklärt sich aber einfach, wenn man die letzteren als Kelchblätter und die zwischen diesen und dem Andröceum stehenden Blumenblätter, die bei den nahe verwandten Caryophyllaceen vorhanden sind, hier als geschwunden betrachtet. Wenn auf die Blumenblätter ein einziger diesen superponirter Kreis von Staubgefäßen folgt, so lässt sich das bisweilen so erklären, dass ein zwischenliegender Kreis von Staubblättern fehlgeschlagen ist, wie bei den Primulaceen, wo dieser fehlgeschlagene Kreis bei einigen Pflanzen wirklich vorhanden ist. In anderen Familien giebt es aber keine Anhaltspunkte für eine derartige Erklärung der Superponirung des Andröceums über der Corolle; so z. B. bei den Ampelidaceen und Rhamnaceen. Ebenfalls Schwierigkeiten macht das Verhältniss der obdiplostemonen Blüthen, d. s. solcher, welche doppelt so viele Staubgefäße als Blumenblätter besitzen, wo aber der äußere Staminalkreis nicht wie sonst episepal, sondern epipetal und erst der innere über den Kelchblättern steht, wie bei Geraniaceen, Oxalidaceen, Zygophyllaceen, Rutaceen. Den regelrechten Bau der Blüthe finden wir bei den mit jenen Familien in denselben Verwandtschaftskreis gehörigen Linaceen, deren Blüthendiagramm mit dem der anderen übereinstimmt, nur dass der äußere den Blumenblättern superponirte Kreis von Staubgefäßen fehlt. Aus dieser Vergleichung hat man nun eine Erklärung der Obdiplostemonie durch die Annahme der Interponirung herzuleiten gesucht, d. h. man nimmt an, dass zwischen den bereits vorhandenen Gliedern des einfachen Staminalkreises nachträglich die epipetalen Stamina eingeschaltet (interponirt) werden. Sachs will in der That bei Dictamnus gefunden haben, dass die Kronenstaubgefäße in dieser Weise nachträglich zwischen den Kelchstaubgefäßen entstehen. Bei Geranium habe ich indess entwickelungsgeschichtlich einen derartigen Vorgang nicht bestätigt gefunden; es handelt sich hier um zwei auf verschiedenen Höhen stehende Staubblattkreise, und nach Anlegung der Petala werden die Kronenstaubgefäße als die älteren und dann erst mit ihnen alternirend die Kelchstaubgefäße angelegt. Will man hier nicht zu der älteren Erklärungsweise zurückgreifen, dass zwischen Blumenblättern und äußeren Staubgefäßen ein geschwundener Staminalkreis anzunehmen ist, so bleibt eben nur übrig, die superponirte Stellung zweier aufeinander folgender Quirle hier wie in den anderen angeführten Fällen als eine Thatsache hinzunehmen, allerdings als eine Ausnahme von der gewöhnlichen Regel.

Der Blüthenbau kann ferner beeinflusst werden durch das Fehlschlagen (Abortus) einzelner Glieder. Wir wollen nur an einem Beispiel zeigen, wie innerhalb einer Familie das typische Diagramm durch Fehlschlagen dieser oder jener Glieder bei verschiedenen Gattungen sich ändern kann. Die Blüthen der Scrofulariaceen haben typisch fünfgliedrigen Kelch, Corolle und Androceum, die auch bei Verbascum (Fig. 563 *A*) vollzählig auftreten. Vom Kelch kann nun das hintere Blatt verschwinden, z. B. bei Veronica und Lathraea (Fig. 563 *D*, *E*); bei manchen Arten von Veronica und Pedicularis ist dieses Kelchblatt noch als kleines Zähnchen wahrnehmbar. Die Corolle bleibt immer fünfgliedrig, aber bei Veronica sind die beiden hinteren Glieder meist mit einander verschmolzen, so dass die Corolle vierzählig erscheint (Fig. 563 *D*). Von den fünf Staubblättern ist meist das hintere entweder ganz fehlgeschlagen oder rudimentär und unfruchtbar (Fig. 563 *B*, *E*). Bei Gratiola sind außerdem die beiden vorderen als bloße Staminodien ausgebildet (Fig. 563 *C*), und bei Veronica sind auch diese völlig abortirt, so dass die Blüthe nur 2 Staubgefäße besitzt (Fig. 563 *D*).

Bei der Betrachtung der Stellungsverhältnisse der Blüthentheile hat man auch den sogenannten Blüthenanschluss zu berücksichtigen, d. h. die Frage, wie steht das erste Blatt der Blüthe zu den ihr unmittelbar vorausgehenden Blättern, also zu den Vorblättern oder zum Tragblatte? Während die Mehrzahl der früheren Morphologen diese Frage unter dem Gesichtspunkte der theoretisch angenommenen genetischen Spirale zu beantworten suchte, hat Schwendener, wie er dies für die Blattstellung überhaupt gethan, so auch hier in erster Linie die Druckverhältnisse, unter denen das erste Blüthenblatt sich entwickeln muss, die also zwischen Axe und Trag-

blatt bestehen, als maßgebend hingestellt. Wenigstens sind die thatsächlichen Verhältnisse hiermit im Allgemeinen auch wirklich im Einklange. Bei Monocotylen mit adossirtem Vorblatte steht das erste Blatt des Perigons jenem gegenüber, also über dem Tragblatte, bei Monocotylen mit zwei seitlichen Vorblättern steht es schräg nach hinten, wenn stark entwickelte Tragblätter von vorn einen Druck bewirken (Amaryllidaceen), oder nach vorn, wenn die Vor- und Tragblätter klein oder unterdrückt sind (Dracaena), und bei Monocotylen ohne Vorblätter auch meist nach vorn, wo die kleinen Deckblätter den geringsten Widerstand erwarten lassen. Bei den Dicotylen hat das erste Kelchblatt, wenn zwei Vorblätter vorhanden sind, meist auf der Vorderseite seinen Platz, wenn dagegen nur ein Vorblatt vorhanden ist, an der Stelle des zweiten Vorblattes, und wenn die Vorblätter fehlen, steht das erste und zweite Kelchblatt an den Orten, wo die letzteren stehen würden. Es kommen jedoch von diesen Regeln auch Ausnahmen vor, und es ist auch im einzelnen Falle nicht immer leicht, den Blüthenanschluss klarzulegen, da es oft schwer festzustellen ist,

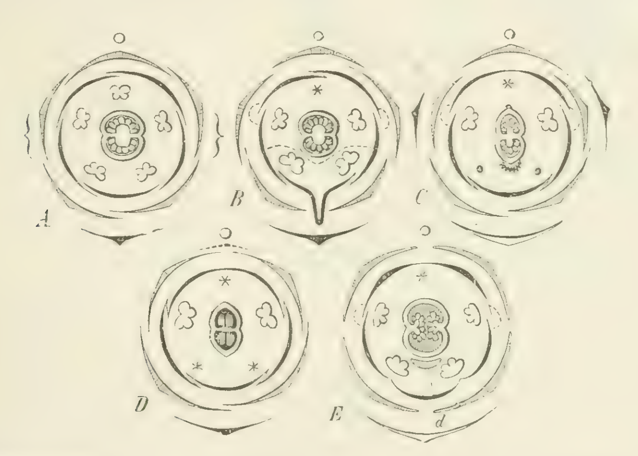


Fig. 563. Blüthendiagramme der Scrofulariaceen. Ueberall bedeuten die schraffirten Blätter die Kelchblätter, rechts und links bei *A* und *C* Vorblätter; unter den Blüthen deren Deckblätter; die fehlgeschlagenen Staubblätter sind mit Sternchen bezeichnet. *A* Verbascum nigrum. *B* Linaria vulgaris; die Unterlippe ist hier gespornt, die punktirte Linie giebt die Gaumenbildung der Unterlippe an. *C* Gratiola officinalis; die beiden vorderen Staubblätter sind als Staminodien ausgebildet. *D* Veronica Chamaedrys; Kelch und Corolle vierzählig. *E* Lathraea squamaria; *d* Discusschuppe. Nach Eichler.

welches Blatt entwickelungsgeschichtlich das erste ist, indem die Beurtheilung der Entstehungsfolge aus den Deckungsverhältnissen der Blätter nicht ein für allemal als zulässig gelten kann.

Die Entstehungsfolge der Blüthentheile zeigt manche Abweichungen von der allgemeinen morphologischen Regel der acropetalen Entstehung der Blätter und Quirle. Es kommt vor, dass ein höher stehender Blattkreis einem tiefer stehenden in der Anlage vorauseilt; so sollen nach Hofmeister z. B. bei Rubus, Potentilla, Rosa die Carpelle bereits angelegt werden, bevor sämmtliche Staubblätter hervorgetreten sind; sehr spät, erst nach weit vorgeschrittener Ausbildung der Corolle entsteht bei den Compositen, Valerianaceen, Dipsaceen, Rubiaceen der hier meist unbedeutend oder spät als sogenannter Pappus erscheinende Kelch. Doch kann das längere Stehenbleiben eines Blüthenblattkreises auf seinen ersten Primordien leicht Täuschungen in dieser Beziehung veranlassen. So glaubte Pfeffer bei den Primulaceen gefunden zu haben, dass die Stamina früher als die Petala, denen sie hier superponirt sind, entstehen, und deutete deshalb die Petala hier als rückenständige Ligularauswüchse der Staubblätter, womit zugleich eine Erklärung der regelwidrigen Superponirung gegeben sein sollte. Ich fand jedoch bei Lysimachia, dass, noch ehe die Stamina

angelegt werden, der Scheitel der Blüthenaxe, der bis dahin kreisförmigen Umriss hat, fünf stumpfe Ecken bekommt, welche mit den Kelchblättern alterniren (Fig. 229, S. 10); ich sehe in diesen neu aufgetretenen Wachsthumsrichtungen die ersten Anlagen der Petala; erst später entstehen über diesen Ecken die Höcker, welche die Staminalanlagen vorstellen, und noch später schiebt sich die congenital entstehende gamopetale Corolle deutlicher unter den Staubgefäßen hervor. Es ist eben eine verbreitete Erscheinung, dass die Blumenblätter nach ihrer ersten Anlage im Wachsthum fast still stehen und dass zunächst die Staubblätter einen Vorsprung gewinnen, als Organe, die zu ihrer definitiven Ausbildung einer längeren Vorbereitung bedürfen, als die leichter herzustellende Corolle. Dieses Verhältniss zeigt sich bei den anderen Gamopetalen gerade so und wegen der alternirenden Stellung von Corolle und Andröceum um so deutlicher (Fig. 564). — Die Glieder eines und desselben Blüthenblattkreises werden, wenn es ein echter Quirl ist, gewöhnlich auch simultan angelegt. Eine Ausnahme machen nur die vielen nach $^2/_5$ Divergenz angeordneten Kreise, wie sie besonders die Kelche darstellen, die als Scheinquirle (S. 32) auch successiv nach dieser Divergenz ihre Glieder hervortreten lassen (Fig. 564). Bei vielen zygomorphen Blüthen (s. unten S. 321) aber entstehen die einzelnen Glieder eines Kreises nach und nach von vorn nach hinten oder umgekehrt. Es hängt dies damit zusammen, dass an einer Seite der Blüthenaxe die Gesammtentwickelung gefördert wird, so dass die an dieser Seite stehenden Glieder allen übrigen vorauseilen. So

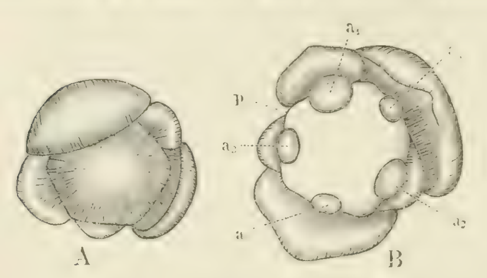


Fig. 564. Entwickelung der Blüthe von Convolvulus arvensis; in der Scheitelansicht. *A* die Kelchblätter, nach ihrer Aufeinanderfolge in der $^2/_5$ Divergenz von ungleichem Alter und Größe und entsprechender Deckung, umgeben den noch blattlosen übrigen Theil der Blüthenaxe, welcher aber bereits 5 mit den Kelchblättern alternirende Ecken bekommen hat, als Anlagen der Blumenblätter. *B* späteres Stadium, wo die Anlagen der 5 episepalen Staubblätter, ebenfalls in der Succession nach $^2/_5$, in ungleichem Alter und Größe, a_1 bis a_5 aufgetreten sind, während die Anlagen der Blumenblätter *p* noch immer wenig zugenommen haben. 95fach vergrößert.

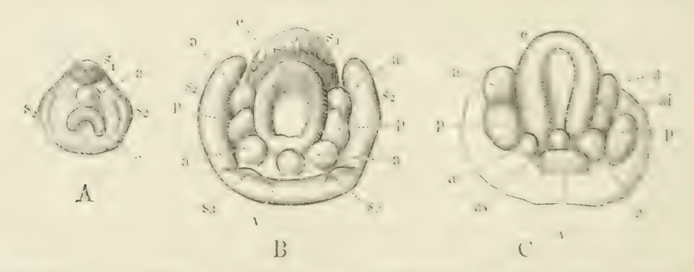


Fig. 565. Entwickelung der Blüthe von Vicia cracca, mit Förderung an der median vorderen Seite. Die Blüthen, *A*—*C* in aufeinanderfolgenden Altersstadien, sind von der hinteren (der Inflorescenzaxe zugekehrten) Seite gesehen. Es bedeuten s_1 vorderes, s_2 s_2 seitliche, s_3 s_3 hintere Kelchblätter; *p* Blumenblätter, *r* hinteres zur Fahne werdendes Blumenblatt, *a* Staubgefäße, *ai* ein seitliches Staubgefäß des inneren Kreises, *ar* das hintere Staubgefäß des inneren Kreises. *c* das einzige Carpell. In *A* sind alle an der median vordern Seite der Blüthen stehenden Glieder allen übrigen Gliedern in der Anlage voraus geeilt, nämlich das vordere Kelchblatt s_1, das vordere Staubblatt *a* und das Carpell *c*. 95fach vergrößert.

erscheinen z. B. bei den Papilionaceen das an der median äußeren Seite stehende Kelchblatt, Staubblatt und Carpell schnell hintereinander, indess von den übrigen Blüthentheilen höchstens die beiden seitlichen Kelchblätter erst zu sehen sind, und dann schreitet in jedem Kreise die Entstehung der übrigen Glieder rechts und links nach hinten fort (Fig. 565). Bei den Resedaceen entstehen dagegen nach Payer die

Blüthentheile von hinten anfangend beiderseits fortschreitend nach vorn. — Bezüglich der Hypothese der Interponirung, welche auch eine Abweichung von der acropetalen Entstehungsfolge von Blüthenblättern annimmt, sind die Bemerkungen S. 318 zu vergleichen.

Literatur. Payer, Organogénie de la fleur. Paris 1857. — Eichler, Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. Flora 1865. No. 28 u. 1869, pag. 1. — Blüthendiagramme. Leipzig 1875 u. 1878. — Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868. pag. 462 ff. — Rohrbach, Botan. Zeitg. 1869. Nr. 50 u. 1870. pag. 826. — Pfeffer, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan. VII. — Peyritsch, Bildungsabweichungen der Cruciferenblüthen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan. VIII. pag. 117. — Frank, Ueber die Entwickelung einiger Blüthen mit besonderer Berücksichtigung der Theorie der Interponirung. Daselbst X, pag. 20. — Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. — Goebel, Beitrage zur Morphol. u. Physiol. des Blattes. Botan. Zeitg. 1882. — Schumann, Blüthenmorphologische Studien. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889. pag. 349. — Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. Leipzig 1890.

IX. Symmetrie der Blüthe. Nach der schon in der allgemeinen Morphologie gegebenen Erläuterung der Symmetrieverhältnisse (S. 16) wird es verständlich sein, dass wir die Blüthen als polysymmetrische, radiäre oder actinomorphe (regelmäßige Blüthen, wie sie früher genannt wurden) und als monosymmetrische oder zygomorphe unterscheiden, je nachdem sie durch zwei, drei oder mehr Längsschnitte oder nur durch einen einzigen solchen sich in Hälften theilen lassen, von denen die eine als genaues Spiegelbild der anderen erscheint.

Die Symmetrieverhältnisse einer Blüthe können sowohl durch die Stellungsverhältnisse, wie sie das Diagramm darstellt, als auch durch die Form der Blüthenblätter bedingt werden.

Was zunächst die auf Stellungsverhältnissen beruhende Symmetrie anlangt, so wird es aus unseren Diagrammbildern leicht ersichtlich sein, dass Fig. 558, 559, 562 actinomorphe, Fig. 560, 563 *B—E* zygomorphe Blüthen darstellen, indem bei den letzteren hauptsächlich das Fehlschlagen einzelner Glieder des Andröceums Zygomorphie bedingt.

Weit augenfälliger wirken die Gestaltsverhältnisse der Blüthenblätter auf die Symmetrie und bringen auch ohne Betheiligung der Stellungsverhältnisse Zygomorphie hervor, wenn Glieder eines und desselben Kreises unter sich in Bezug auf Größe, Form und Krümmungen von einander abweichen (Zygomorphie der Lage siehe I., S. 468). Diese gestaltliche Zygomorphie steht immer in unmittelbarster Beziehung zu dem Insektenbesuch, den die Blüthe behufs ihrer Bestäubung empfangt und wird daher in dieser Beziehung erst verständlich durch die unten folgende Darstellung der Principien, auf denen die Blüthenbestäubung beruht. Hier soll nur auf die die Zygomorphie bedingenden Gestaltsverhältnisse im Allgemeinen hingewiesen werden. Seltener und meist nur in schwachem Grade ist es der Kelch, vorwiegend dagegen die Corolle, eventuell das Perigon, welches, wenn sie ansehnlich und in bunten Farben auftreten, also zur Anlockung der Insekten besonders geeignet sind, in hochgradiger Zygomorphie sich ausbilden können. Eine ziemlich verbreitete hierher gehörige Form der Corolle ist die sogenannte zweilippige, wo von den fünf gamopetalen Blumenblättern in der Regel die zwei hinteren völlig vereinigt sind und eine helmartige Oberlippe bilden, die drei vorderen zu einer Unterlippe zusammentreten, die manchmal auch noch durch eine Spornbildung (S. 307) die Zygomorphie vermehrt; Beispiele bieten namentlich die Labiaten (Fig. 566, S. 322), Scrofulariaceen und Verwandte. Bei den Lonicereen bildet das vordere Blumenblatt die Unterlippe, die drei hinteren die Oberlippe. Eine einlippige oder sogen. band- oder zungenförmige Corolle (Fig. 504, S. 279) besitzen die Strahlenblüthen der Compositen, wo der Saum der Corollenröhre einseitig zu einem langen Band verlängert ist. Auch der Kelch kann, wenn er petaloid ausgebildet ist, wie bei Aconitum, auffallend zygomorph werden. Farbige Perigone, welche zygomorph und zwar mehr oder weniger

zweilippig gestaltet sind, finden sich bei den Orchidaceen und anderen Monocotylen und bei den Aristolochiaceen. Gewöhnlich wird bei den Blüthen mit lippenförmigen Corollen oder Perigonen durch Abort eines oder mehrerer Staubblätter die Zygomorphie noch erhöht, indem z. B. bei den zweilippigen Blüthen das hintere Stamen



Fig. 566. Thymus serpyllum. *A* Kelch, aus welchem die Blumenkrone *B* herausgenommen ist; beide zweilippig, der Kelch mit dreizähniger Ober- und zweizähniger Unterlippe; Blumenkrone mit zweizähniger Ober- und dreilappiger Unterlippe. Aus dem Schlunde der Blumenkronröhre ragen die vier ungleichlangen Staubgefäße und der zweispaltige Griffel hervor.



Fig. 567. Blüthe von Heracleum pubescens mit zygomorpher Corolle. Nach SACHS.

in der Regel unterdrückt ist. Eine andere häufige Form der zygomorphen Blumenkrone ist die **schmetterlingsförmige**, die besonders bei den Papilionaceen vorkommt; und so giebt es noch verschiedene Familien mit mehr oder minder gestaltlich zygomorphen Blüthen, wie die Polygalaceen, Sapindaceen, Violaceen, Resedaceen, Fumariaceen, Tropaeolaceen, manche Umbelliferen (Fig. 567) etc.

X. Blüthenformeln. Anstatt durch das Blüthendiagramm (S. 316) kann man den Bau der Blüthen auch durch eine Formel ausdrücken, deren Zeichen einfach hintereinandergeschrieben werden. Das gebräuchliche Zeichen für eine Zwitterblüthe ist ☿, für eine männliche ♂, für eine weibliche ♀. In den Blüthenformeln bedeutet *P* Perigon, *K* Kelch, *C* Blumenkrone, *A* Andröceum, *G* Gynäceum. Den Blüthenbau von Monocotylen mit dem Diagramm Fig. 558, S. 316 würde man durch die Formel bezeichnen können: $K_3\ C_3\ A_{3+3}\ G_3$, was bedeutet, dass drei Kelch-, drei Blumenblätter, zwei dreigliedrige Staubgefäßkreise und ein dreiblättriges Gynäceum vorhanden sind. Die Verwachsung der Blätter eines Kreises kann durch Einklammerung der betreffenden Zeichen geschehen. So würde Convolvulus die Formel haben $K_5\ C_{(5)}\ A_5\ G_2$. Will man ausdrücken, das zwei aufeinander folgende Kreise consociirt sind, so setzt man einen Bogen unter die beiden Buchstaben. Die actinomorphe beziehendlich zygomorphe Form der Blüthe kann man dadurch ausdrücken, dass man vor die Formel das Zeichen ⊕ beziehendlich ·|· schreibt. So würde die Formel der Papilionaceenblüthe sein: ☿ ·|· $K_{(5)}\ C_5\ A_{(5+4)+1}\ G_1$, was bedeutet, dass die Blüthe zwitterig und zygomorph ist, fünf Kelchblätter consociirt sind und von den in zwei Kreisen stehenden Staubgefäßen neun verwachsen, das eine des inneren Kreises frei ist. Die Ober- oder Unterständigkeit des Fruchtknotens drückt man dadurch aus, dass man das Zeichen im ersteren Fall über, im letzteren unter einen horizontalen Strich setzt; z. B. die Blüthenformel der Umbelliferen $K_5\ C_5\ A_5\ G_{\overline{2}}$, die von Syringa $K_{(4)}\ \underbrace{C_{(4)}\ A_2}\ G_{\underline{2}}$.

Sind zwei benachbarte Kreise superponirt, so kann man dies durch einen zwischen sie gesetzten | andeuten. Die acyclische Anordnung einer Formation kann durch eine davor gesetzte ∼ bezeichnet werden.

§ 168. III. Bestäubung der Blüthen. Die Uebertragung des Pollens auf die Narbe wird durch sehr verschiedenartige, vielfach wegen ihrer Zweckmäßigkeit überraschende Mittel erzielt. Es handelt sich in den allermeisten Fällen darum, den Blüthenstaub einer Blüthe auf die Narbe einer anderen Blüthe, also oft von einer Pflanze nach einer anderen Pflanze derselben Art, mithin auf weitere Strecken zu übertragen. Bei den eingeschlechtigen Blüthen ist es selbstverständlich, dass dies geschehen muss. Aber auch in den Zwitterblüthen werden gewöhnlich die Narben nicht durch den Pollen derselben, sondern den einer anderen Blüthe bestäubt, wie dies schon Ende des vorigen Jahrhunderts von SPRENGEL erkannt und in der neueren Zeit besonders durch DARWIN, HILDEBRAND u. A. in umfassender Weise gelehrt worden ist. Es bestehen nämlich hier Verhältnisse, durch welche eine Selbstbestäubung verhindert und vielmehr Fremdbestäubung (Xenogamie) erzielt wird.

Die Selbstbestäubung ist bei vielen Pflanzen dadurch ausgeschlossen, dass die beiden Geschlechtsorgane der Zwitterblüthe ungleichzeitig ihre Entwickelungsreife erreichen. Solche Pflanzen heißen Dichogamen: entweder entlassen die Antheren ihren Pollen, ehe die Narbe ausgebildet und im Stande ist, bestäubt zu werden, dann ist die Blüthe protandrisch, es muss also immer eine jüngere eine ältere Blüthe bestäuben (Geraniaceen, Fig. 568, Malvaceen, Umbelliferen, Compositen, Campanulaceen etc.) oder umgekehrt, es entwickelt sich zuerst der Griffel und die Narbe wird bestäubt, ehe der Pollen derselben Blüthe reif ist und entlassen wird dann ist die Blüthe protogynisch (Juncaceen, Fig. 569, manche Gramineen, Potamogeton, Aristolochia, Plantago).

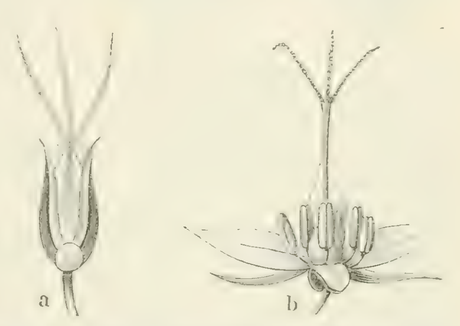


Fig. 569. Protogynische Blüthen von Luzula pilosa, vergrößert. *A* kurze Zeit vor dem Aufblühen sind die Narben schon in vollkommener Entwickelung; *B* im aufgeblühten Zustande sind die Narben desorganisirt, die Antheren öffnen sich aber jetzt erst. Nach HILDEBRAND.

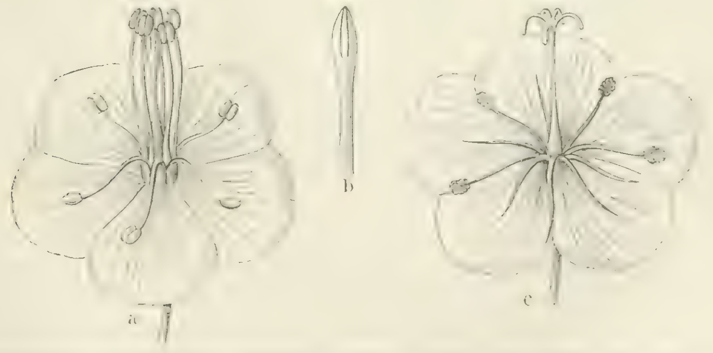


Fig. 568. Protandrische Blüthen von Geranium pratense. *A* die Antheren öffnen sich, aber die Narben (bei *b* in diesem Stadium besonders dargestellt) sind noch geschlossen. *B* späterer Zustand, wo die Antheren schon den Pollen abgegeben und die Filamente sich zurückgebogen haben, die Narben aber erst reif geworden sind und sich ausgebreitet haben. Nach HILDEBRAND.

Wo die beiden Geschlechter derselben Blüthe gleichzeitig reif werden, bestehen wieder andere Verhältnisse, durch welche die Selbstbestaubung vermieden wird: die Geschlechtsorgane sind nämlich dann oft so gestellt, dass sie sich nicht berühren können, wie z. B. bei den Orchidaceen, wo die Narbenfläche unterhalb des Staubgefäßes liegt und in dem letzteren der Blüthenstaub in Form einer Pollenmasse sich befindet, die nur durch fremde Hülfe daraus hervorgezogen werden kann (Fig. 572, S. 327). Ein anderes Mittel zu jenem Zwecke ist die Heterostylie, d. h. das Verhältniss, wo es Pflanzen mit ungleichlangen Griffeln, also mit dimorphen Blüthen giebt. Das eine Exemplar solcher Pflanzen bildet ausschließlich Blüthen mit langem Griffel und kurzen Staubfäden, das andere Exemplar dagegen Blüthen mit kurzem Griffel und langen Staubfäden; es stehen dann immer die Antheren der einen Blüthenform in derselben Höhe wie die Narben der anderen (Fig. 570), und es findet daher die entsprechende Uebertragung des Pollens durch die wechselsweise die Blüthen verschiedener Stöcke besuchenden Insekten statt. Solche dimorphe Blüthen haben die Arten von Primula, Linum etc. Bei vielen Oxalis-Arten und bei Lythrum Salicaria giebt es sogar trimorphe Blüthen, indem dreierlei Lagenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare auftreten. Es ist bei Pflanzen mit heterostylen Blüthen auch durch den Versuch nachgewiesen worden, dass die Befruchtung am besten anschlägt, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer anderen Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt (I., S. 656).

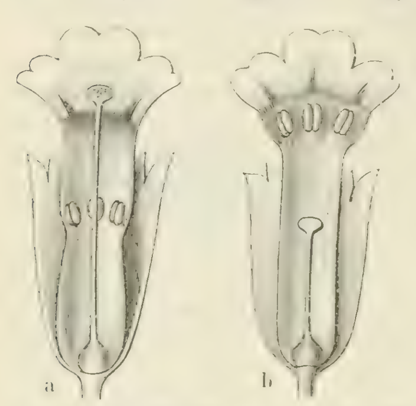


Fig. 570. Dimorphe Blüthen von Primula officinalis, der Länge nach durchschnitten: *a* langgriffelige Form, *b* kurzgriffelige Form.

Andere Blüthen sind selbststeril, d. h. wenn auch der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe gelangt, so treibt er entweder keinen Pollenschlauch, oder es wird doch keine Befruchtung bewirkt, wie nach Hildebrand bei Corydalis cava, wo die befruchtende Wirkung nur eintritt, wenn der Pollen auf die Blüthe einer anderen Pflanze derselben Art gelangt. Nach Fritz Müller wirken Pollenmassen und Narben derselben Pflanze bei verschiedenen Arten der Orchidaceen-Gattung Oncidium geradezu giftig tödtend aufeinander.

In den Blüthen vieler Angiospermen ist freilich die Selbstbestäubung (Autogamie) nicht ausgeschlossen und auch als wirksam nachgewiesen worden; aber auch hier ist durch den Insektenbesuch die Kreuzung der Blüthen ermöglicht, und diese hat in den meisten Fällen den größern Erfolg. Eine Bestäubung mit dem Pollen der eigenen Blüthe kommt aber regelmäßig vor bei den kleistogamen Blüthen; es sind dies kleine geschlossen bleibende Blüthen, welche neben anderen größeren und sich öffnenden Blüthen vorkommen bei Viola, Oxalis acetosella, Lamium amplexicaule, Vicia angustifolia etc.; sie werden zu gewissen Jahreszeiten gebildet und befruchten sich selbst, da sie Samen erzeugen. Die Graminee Leersia oryzoides hat bei uns immer kleistogame Blüthen.

Je nach den Mitteln, durch welche die Bestäubung der Blüthen erfolgt, unterscheiden wir die Angiospermen in Wasserblüthler (Hydrophilen), Windblüthler (Anemophilen) und Thierblüthler (Zoidiophilen).

1. Zu den Wasserblüthlern gehören nur diejenigen wenigen Wasserpflanzen, deren Blüthen untergetaucht blühen, wo der Pollen durch die Bewegungen des Wassers oder durch sein Untersinken im Wasser auf die Narben übertragen wird (Najadaceen, Ceratophyllum).

2. Bei den Windblüthlern wird der Blüthenstaub durch Luftbewegungen zu den Narben geführt. Darum wird hier der Pollen gewöhnlich in großen Massen erzeugt, indem die Zahl der männlichen Blüthen und der Antheren eine große ist; der Pollen ist hier leicht verstreubar und glatt und fliegt als ein Staubwölkchen in die Luft, während die Narben frei aus den Blüthen vorgestreckt und oft durch lange Haare zum Auffangen des Pollens geschickt sind. Viele dieser Pflanzen blühen zeitig im Frühlinge vor der Entfaltung des Laubes, welches dem Anfliegen des Pollens hinderlich sein würde (Cupuliferen, Betulaceen). Bei Zea mais und Typha stehen die weiblichen Inflorescenzen unterhalb der männlichen, so dass der Pollen durch seine eigene Schwere niederfallend, auf die weiblichen Organe geführt wird. Die Uebergabe des Pollens an die Luft wird oft durch zweckmäßige Mittel begünstigt: meistens wird er durch den Wind ausgeschüttelt, indem die Staubbeutel an haardünnen Fäden hängen, die schon der leiseste Luftzug hin und herbewegt; bei vielen Gramineen sind es die Filamente, bei Rumex Acetosa und Acetosella die Blüthenstiele, bei Briza die Aehrchenstiele, welche diese zitternden Fäden darstellen; auch die schlaffädige Beschaffenheit der blühenden männlichen Katzchen der Cupuliferen, Betulaceen, Pappeln dient diesem Zwecke. Ausgeschleudert durch ein explosionsartiges Aufplatzen der Antheren wird der Pollen bei Parietaria, Urtica, Celtis etc., indem die Filamente anfangs in einer eingeklemmten Lage sich befinden, aus der sie sich plötzlich befreien mit einem Ruck, durch den zugleich der Anthereninhalt als ein Staubwölkchen in die Luft geworfen wird (I., S. 430). Die Windblüthler sind alle schon daran kenntlich, dass sie kleine unscheinbare Blüthen besitzen, da große bunte Hüllblätter, die nur zur Anlockung der Insekten bei den Zoidiophilen gebraucht werden, hier überflüssig sind.

3. Thierblüthler. Die Blüthen der meisten Angiospermen werden durch gewisse Thiere, welche die Blüthen besuchen, bestäubt, indem der Pollen bestimmten Körperstellen der Besucher sich anheftet und dann von diesen an den Narben anderer Blüthen wieder abgesetzt wird. Der Pollen aller Zoidiophilen ist daher auch durch die oben erwähnten Rauhigkeiten und Ausscheidungen (S. 297, 298) klebrig, und andererseits ist die Narbe durch die zur Zeit der Bestäubung abgesonderte Narbenfeuchtigkeit zum Festhalten des Pollens geschickt, wenn sie von einem mit solchem behafteten Körpertheile berührt wird. Die betreffenden Thiere sind hierbei willenlose Werkzeuge, denn sie besuchen die Blüthen des Honigs wegen, den sie in denselben finden. Die Blüthen aller Zoidiophilen haben nämlich Nectarien (S. 307); wir haben also in den letzteren wichtige Hilfsmittel der Bestäubung zu erkennen, dazu bestimmt, jene Lockspeise zuzubereiten; manche Insekten gehen auch dem Pollen nach, um diesen zu verzehren. Die lebhaften Farben, welche alle Thierblüthler besitzen, dienen dazu, diese Blüthen auffallend zu machen und also zu bewirken, dass sie leicht von ihren Gästen gefunden werden; als solche Schauapparate fungiren hauptsächlich die in diesem Falle ansehnlichen Blüthenhüllen; bisweilen sind es Theile des Blüthenstandes, welche in diesem Sinne ausgebildet sind. Auch der Umstand, dass diese Blüthen bei dichtwachsenden und umfangreichen Pflanzen immer nach der Außenseite gekehrt sind, zielt auf den gleichen Zweck ab. Ohne Zweifel ist auch der Wohlgeruch vieler dieser Blüthen ein Mittel, um dieselben für ihre Besucher leichter auffindbar zu machen. Es bestehen nun die mannigfaltigsten Einrichtungen, welche die Bestäubung durch den Thierbesuch sichern: die Bewegungen, welche die Blüthenstiele vieler Pflanzen kurz vor dem Aufblühen machen (I., S. 466), bringen die Blüthen in die für die Bestäubung durch Insekten passende Stellung; Größe, Form und gegenseitige Stellung der Blüthentheile erweisen sich als Anpassungen an diejenigen Thierarten, welche die betreffenden Blüthen zu besuchen pflegen. Alle diese Einrichtungen kommen darin überein, dass die zu bestäubenden Narben denselben Ort einnehmen, wie in den anderen Blüthen die Antheren, so dass der Blüthenbesucher beide Theile trifft, und immer liegen die Nectarien so, dass er, um zu denselben zu gelangen, nothwendig jene Stellen berühren muss. Wir können aus der bis jetzt schon bekannten Fülle dieser Erscheinungen hier nur einige der charakteristischsten Beispiele herausgreifen. In den meisten Fällen sind Insecten die Bestäuber; alle

diese Pflanzen heißen **Insektenblüthler** (Entomophilen). Bei den oben erwähnten dimorphen und trimorphen Blüthen sichert die gleichhohe Stellung derjenigen Antheren und Narben, die für einander bestimmt sind, die richtige Bestäubung durch das in den Grund der Blüthe eindringende Insekt. Bei den Dichogamen und auch bei denjenigen Insektenblüthlern, wo die Geschlechtsorgane zu gleicher Zeit reif werden, stehen gewöhnlich die Narben über die Staubgefäße vor, so dass jeder der beiden Theile beim Blüthenbesuche getroffen wird, sei es dass die Staubgefäße von vornherein diese Stellung besitzen oder dass sie erst zur Zeit, wo sie den Pollen abgeben, durch Nutationsbewegungen (I., S. 433), wie z. B. bei Geranium (Fig. 568, S. 323) oder durch Reizbewegung in Folge der Berührung durch das in die Blüthe gelangende Insekt, wie bei Berberis (I., S. 453), gegen die Narbe sich hinbewegen. Auch die Zygomorphie der Blüthe erscheint als eine Anpassungseinrichtung an den Insektenbesuch. Bei den Labiaten und vielen Scrofulariaceen liegen die Staubgefäße parallel unter der ein schützendes Dach bildenden Oberlippe der Corolle, mit ihren Antheren gerade über dem Eingang in den Schlund; ebendaselbst befindet sich auch der Griffel und ragt mit seiner Narbe etwas über die Antheren hinaus. Kommt eine Hummel z. B. an die Blüthe von Lamium angeflogen, so stützt sie sich auf die Unterlippe, wobei sie deren verschmälerte Basis mit den Vorderfüßen umfasst. Während sie nun den Kopf in den weiten Schlund der Corolle steckt und ihren Rüssel in die Tiefe der Röhre nach dem Nectarium gleiten lässt, streift ihr Rücken an die Narbe an und drückt sich dann gegen die nach unten geöffneten Antheren, von denen er neuen Pollen mitnimmt. Bei Salvia wird überdies wegen des wagebalkenförmigen Connectivs, welches am langen Arme eine Antherenhälfte trägt, die letztere auf den Rücken des Insektes niederbewegt, wenn der kurze Hebelarm von dem Thiere nach hinten gedrückt wird (Fig. 571). Auch die grannenförmigen Anhängsel der Antheren bei den Rhinanthaceen wirken in dem gleichen Sinne. Bei Orchis wird das ganze Pollinarium (S. 298) aus dem Antherenfache herausgezogen. Dies geschieht vermöge des stielförmigen Halters, welcher den unteren Theil des Pollinariums bildet und an seinem unteren Ende eine klebrige Haftdrüse besitzt. Mit letzterer klebt das Pollinarium an den Rüssel des Insektes an, welcher, um nach dem honigbergenden Sporn zu gelangen, daran vorüberfährt; dadurch werden beim Entfernen die Pollinarien herausgezogen und mitgenommen, wobei sie sich vorn überneigen, so dass sie, wenn der Rüssel wieder in eine Blüthe fährt, an der ihnen über dem Eingange in den Sporn entgegenstehenden stark klebrigen Narbenfläche festgehalten werden (Fig. 572, S. 327). In ähnlicher Weise wird bei den Asclepiadaceen die Pollenmasse als Ganzes vermittelst klebriger Halter von den Insekten herausgezogen und an die empfängnissfähigen Stellen der großen kopfförmigen Narbe einer

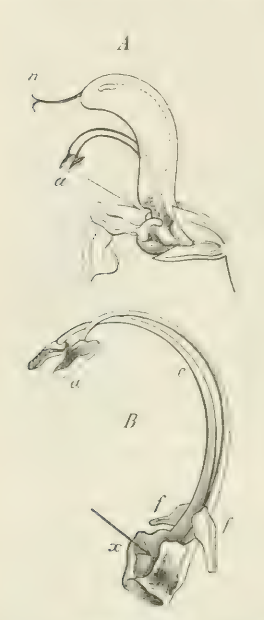


Fig. 571. Salvia pratensis. *A* Blüthe von der Seite gesehen, bei *n* die zweispaltige Narbe; im Innern der Oberlippe der Corolle, durch eine punktirte Linie angedeutet, die Lage eines der beiden Staubfäden. Sticht man mit der Nadel in der Richtung des Pfeils in den Schlund der Corolle, so springen beide Staubfäden hervor, wie bei *a*, d. h. sie kommen in die Lage der Narbe zu liegen. *B* zeigt die kurzen eigentlichen Filamente *ff*, welche mit ihren Basen den Seiten des Corollenschlundes angewachsen sind, sie tragen die langen Connective *c*, welche sich an ihrer Anheftung hin und her schaukeln lassen; nur der obere lange Arm jedes Connectives *c* trägt eine Antherenhälfte *a*, während der untere kurze Arm (an der Stelle, wo der Pfeil *x* hinweist) ohne Antheren ist. Trifft der honigsuchende Rüssel einer Hummel in dieser Richtung auf den kurzen Schenkel, so wird dieser hinter gedrückt und die oberen Arme *c* bewegen sich in Folge dessen nach vorn. Nach SACHS.

anderen Blüthe abgesetzt. Durch ein eigenartiges Mittel wird die Bestäubung erzielt bei den Kesselfallenblüthen, z. B. bei Aristolochia (Fig. 573), wo das Perigon in seinem untern Theile einen geräumigen Kessel bildet, in welchem sich die protogynen Sexualorgane befinden; das Insekt, welches aus einer älteren Blüthe etwas Pollen mitbringt, kann durch die Perigonröhre bis dorthin vordringen, aber nicht wieder zurück, weil die Röhre inwendig mit langen steifen, einwärts gekehrten

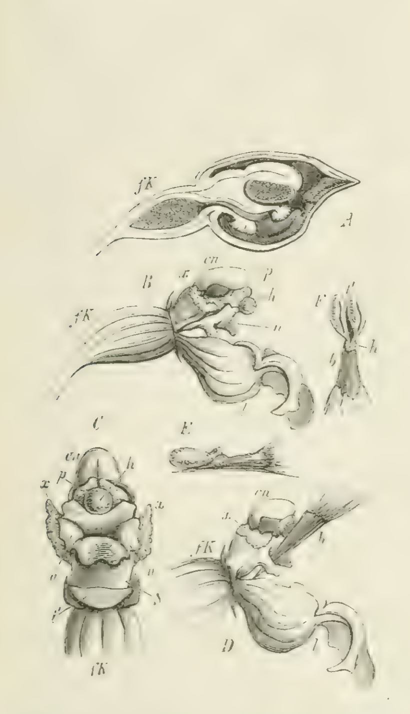


Fig. 572. Epipactis latifolia. *A* Längsschnitt einer Blüthenknospe. *B* ganz offene Blüthe nach Wegnahme des Perigons mit Ausnahme der Lippe *l*. *C* der Geschlechtsapparat nach Wegnahme aller Perigontheile von vorn gesehen. *D* wie *B*, eine Bleistiftspitze ist nach Art eines Insektenrüssels eingeführt; sie zeigt dann in *E* und *F* hängen gebliebene Pollinarien. Es bedeutet *fK* Fruchtknoten, *l* Lippe, deren kesselförmige Vertiefung das Nectarium darstellt, *n* die breite Narbenfläche, *cn* das Connectiv der einen fruchtbaren Anthere, *p* Pollinarien, *h* den Halter der Pollinarien, *x x* die beiden fehlgeschlagenen seitlichen, als Drüsen ausgebildeten Staubgefäße, *i'* Insertion der abgeschnittenen Lippe, *s* Griffelsäule. Nach Sachs.

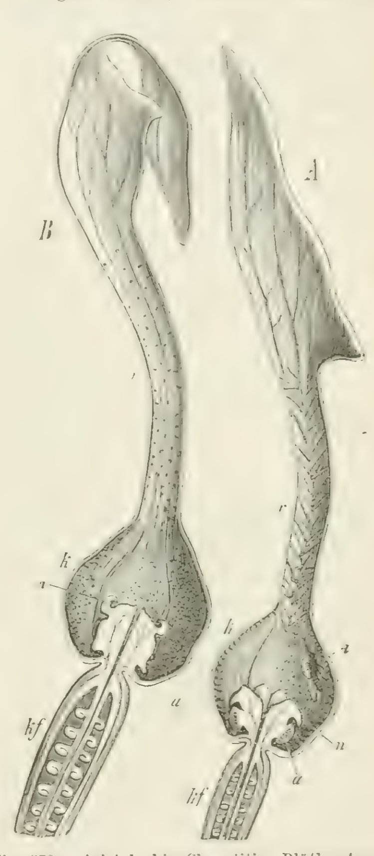


Fig. 573. Aristolochia Clematitis, Blüthe *A* vor und *B* nach der Bestäubung, im Längsschnitt, vergrößert; *kf* unterständiger Fruchtknoten, *a* Antheren, *n* Narbe, *k* der Kessel des Perigons, *r* die Röhre desselben, inwendig mit reusenartig einwärts gerichteten Haaren besetzt, welche nach der Bestäubung in *B* vertrocknet sind, und welche dem durch die Röhre in den Kessel eingedrungenen Insekt *l* während dieser Zeit den Ausgang versperren. Nach Sachs.

Haaren besetzt ist, welche wie eine Reuse den Ausgang hindern. Erst wenn die Antheren, die unterhalb der Narbe sitzen, sich geöffnet und die Fliegen mit dem Pollen sich beladen haben, wird ihnen der Ausgang gestattet, indem erst um diese Zeit die in der Perigonröhre befindlichen Haare absterben und vertrocknen. An dem Kolben von Arum maculatum bildet die Blüthenscheide einen Kessel, in welchem sich die männlichen und weiblichen Blüthen befinden, und aus welchem das schwärzlich purpurne Kolbenende hervorragt; durch den Geruch des letzteren an-

gelockt kriechen kleine Mücken an dem Kolben hinab. Der Eingang in den Kessel führt hier durch fadenförmige Staubgefäßrudimente (Fig. 303, S. 278), welche wie Gitterstäbe die Thiere am Herausfliegen hindern, endlich aber schlaff werden und den Ausgang öffnen, was erst dann eintritt, wenn die Antheren ihren Blüthenstaub entleert haben.

Die Insektenblüthler sind meist bestimmten Insektengattungen angepasst. Manche, wie Lonicera, Dianthus und verwandte Caryophyllaceen haben eine so enge Blumenkronröhre oder wie Platanthera und Gymnadenia einen so langen und engen Sporn, dass nur der dünne Rüssel eines Schmetterlinges diese Theile passiren kann. Gerade die Falterblüthen sind auch mit Wohlgeruch ausgestattet, um auf den Geruchsinn ihrer Gäste zu wirken. Blüthen, die von Nachtfaltern bestäubt werden, öffnen sich oft erst gegen Abend, haben meist weiße Farbe, so dass sie in der Dämmerung gesehen werden, und entwickeln besonders gegen Abend ihren Wohlgeruch. Wo Bienen die Bestäubung ausführen, da sind die Blüthen so gebaut, dass sie den vorderen Körpertheil des Thieres aufnehmen können, welches von dort aus das im Grunde der Blüthe befindliche Nectarium mit dem Rüssel erreichen kann; bei den Ericaceen, die besonders gern von Bienen besucht werden, ist die Blumenkrone ein nach unten hängendes Glöckchen, in welches der Kopf der Biene gerade hinein passt. Da Fliegen meist nicht im Stande sind, so wie Schmetterlinge und Bienen den Honig von verborgenen Blüthentheilen zu holen, so tragen diejenigen Blüthen, welche von diesen Insekten bestäubt werden, die Nectarien ziemlich frei und offen, wie die Umbelliferen, Cornaceen, Acer etc. (S. 307). Selbst nahe verwandte Pflanzen haben, weil sie in verschiedenen Gegenden heimisch sind, wegen der anderen Insekten, die es dort giebt, einen ganz verschiedenen Bau angenommen; so haben z. B. die in den Alpen wachsenden Arten von Primula und Gentiana, die nur durch Schmetterlinge bestäubt werden, dementsprechend sehr enge Blumenkronröhren, während ihre im Tieflande wachsenden Schwesterarten, welche von Bienen besucht werden, weit geöffnete Corollen haben.

Bei der Befruchtung des Feigenbaumes sind die betheiligten Insekten durch die Sorge für ihre Nachkommen zur Uebertragung des Pollens gezwungen. Die Feigenwespe (Blastophaga grossorum) dringt in den jungen Feigenblüthenstand des wilden Feigenbaumes oder Caprificus ein und belegt hier zahlreiche junge Fruchtknoten mit ihren Eiern, geht dann aber in derselben Feige zu Grunde. Die angestochenen Blüthen schwellen gleich Pflanzengallen an und bringen die jungen Wespen zur Entwickelung, nur die nicht angestochenen setzen Samen an. Erst kurz vor dem Reifen der Feigen kommen in der Nähe des Mündungskanals die männlichen Blüthen zur Entwickelung; die auskriechenden Wespen übertragen daher den Blüthenstaub in die jungen Feigen und befruchten deren weibliche Blüthen. Ebenso wird auch der zahme Feigenbaum durch diese Wespen befruchtet, und zwar besonders auf künstlichem Wege, durch die seit uralten Zeiten übliche sog. Caprification, die darin besteht, dass man reifende wilde Feigen (Caprificus) an den zahmen Feigenbäumen aufhängt. Da der Caprificus fast völlig steril bleibt und also fast rein männlich ist, der zahme Feigenbaum aber in der Regel keine männlichen Blüthen entwickelt und daher rein weiblich ist, so sind beide Pflanzen vielleicht keine verschiedenen Rassen, sondern als Mann und Weib zusammengehörige Formen.

Vogelblüthler (Ornithophilen) kommen nur in den Tropen vor. So werden z. B. die Blüthen von Marcgravia nepenthoides durch Kolibris bestäubt. Der hängende doldenförmige Blüthenstand ähnelt einem umgekehrten Kronleuchter; in der Mitte stehen mehrere krugförmige Nectarien; um dorthin zu gelangen streifen die Vögelchen die Staubgefäße der abwärts hängenden Blüthen und tragen so den Pollen weiter.

Literatur. Sprengel, Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793. — Darwin, Befruchtung der Orchideen. London 1862. — Hildebrand, Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867. — Botan. Zeitg. 1866. pag. 376 ff., 1871. No. 25. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan. 1865. IV. pag. 1. — Fritz Müller, Botan. Zeitg. 1868. pag. 114. — H. Müller, Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873. — Darwin, Die Wir-

kung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche. London 1876. Deutsch Stuttgart 1877. — Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. London 1877. Deutsch Stuttgart 1877. — Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art. London 1877. Deutsch Stuttgart 1877. — H. Müller, Die Wechselbeziehung zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. Encyclopädie der Naturwissenschaften. 1. Abth. Breslau 1879. — Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten etc. Leipzig 1881. — Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. Verhandl. d. naturf. Ver. d. Preuß. Rheinlande u. Westf. 1882. pag. 1. — Biologische Bedeutung der Blumenfarben. Biolog. Centralbl. III. 1883. Nr. 4. — Jönsson, Befruchtungsvorgang bei Najas und Callitriche. Acta Lund. T. XX. 1884. — Kerner, Die Schutzmittel des Pollens gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1873. — Solms-Laubach, Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaumes. Abhandl. d. Kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen 1882. — Botan. Zeitg. 1885. pag. 513. — Fritz Müller, Caprificus und Feigenbaum. Kosmos XI. 1882. pag. 342. — Löw, Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten etc. Jahrb. des k. botan. Gartens in Berlin. III. 1884. pag. 69. u. IV. 1886. pag. 95. — Berichte d. deutsch. bot. Ges. IV. 1886. pag. 113 u. 152. — Kirchner, Neue Beobachtungen über Bestäubungseinrichtungen. Stuttgart 1886 und Flora von Stuttgart mit besond. Berücks. der pflanzenbiologischen Verhältnisse. Stuttgart 1888. — A. Schulz, Beiträge z. Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen. Biblioth. botan. 10. Cassel 1888. — Johow, Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Jahrb. der k. botan. Gartens in Berlin III. 1884. pag. 47. — Urban, Zur Biologie der einseitswendigen Blüthenstände. Bericht. d. deutsch. bot. Ges. 1885. pag. 406. —

§ 169. IV. **Befruchtung und deren Folgen; Embryobildung.** Die auf der Narbe keimenden Pollenkörner treiben ihre Schläuche durch den Griffelkanal, beziehendlich durch das leitende Gewebe des Griffels hinab bis in die Höhle des Fruchtknotens oder seiner Fächer. Bei den orthotropen, grundständigen, sowie bei den hängend anatropen Samenknospen liegt die Mikropyle so dicht am Grunde des Griffels, dass der Pollenschlauch sofort in jene eintreten kann. Wo andere Placentarverhältnisse bestehen, müssen die Pollenschläuche in der Fruchtknotenhöhle selber weiter fortwachsen, um die Mündungen der Samenknospen zu finden. Dabei werden sie auf den rechten Weg meistens dadurch geleitet, dass auf der Innenwand des Fruchtknotens in einem Streifen das durch Verschleimung der Zellwände entstehende leitende Gewebe sich fortsetzt, beziehendlich die Zellen der Placenten eine schleimige Flüssigkeit ausscheiden, in der die Pollenschläuche hinwachsen; auch Haarbüschel oder zapfenförmige Wucherungen des Griffelgewebes nach unten können als Leiter auftreten. Im Allgemeinen richtet sich die Zahl der in den Fruchtknoten eindringenden Pollenschläuche nach der Zahl der vorhandenen Samenknospen, sie pflegt also dort sehr groß zu sein, wo letztere sehr zahlreich sind; doch ist meist, besonders wenn wenig Samenknospen vorhanden, die Zahl der Pollenschläuche größer als die jener. Nach Hofmeister brauchen die Pollenschläuche von Crocus vernus, um den 5—10 cm langen Griffel zu durchwachsen, nur 24—72 Stunden, die von Arum maculatum, die kaum einen Weg von 2—3 mm zurückzulegen haben, mindestens 5 Tage; ja bei den Orchidaceen 10 Tage oder selbst einige Wochen und Monate, und bei diesen Pflanzen entwickeln sich

sogar während dieser Zeit, also erst in Folge der Bestäubung die Samenknospen.

Das in die Mikropyle eingedrungene Ende des Pollenschlauches verdickt nicht selten seine Wand durch Quellung und enthält körniges Protoplasma, meist mit zahlreichen Stärkekörnchen gemengt; die aus dem

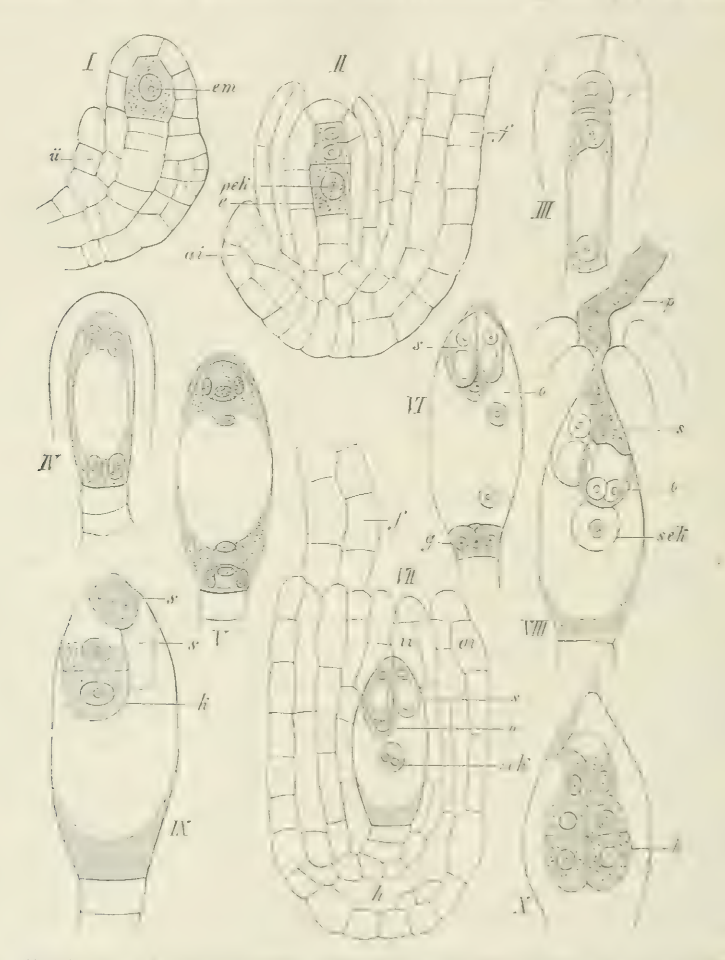


Fig. 574. Entwickelung des Embryosackes, Befruchtung und Embryobildung bei den Orchidaceen. *I* Samenknospe mit der Anlage der Embryosackmutterzelle *em* und des innern Integuments *ii*. *II* Zerfall der Embryosackmutterzelle in drei Zellen, deren unterste den Embryosack darstellt. *III* Verdrängung der beiden oberen Schwesterzellen durch den heranwachsenden Embryosack, der bereits zwei Kerne enthält. *IV* Verdoppelung der beiden Embryosackkerne. *V* Nochmalige Theilung dieser Kerne. *VI* Im vorderen Embryosackende der Eiapparat, bestehend aus den beiden Gehilfinnen und der tiefer liegenden Eizelle; im anderen Ende des Embryosackes die drei Gegenfüßler, in der Embryosackhöhle zwei freie Zellkerne. *VII* Unmittelbar vor der Befruchtung; die beiden freien Embryosackkerne sind zu dem einen secundären Embryosackkern, der noch die zwei Kernkörperchen zeigt, verschmolzen. *VIII* Befruchtung durch Vermittelung der einen rechts liegenden Gehilfin, die in einen homogenen stark lichtbrechenden Protoplasmakörper verwandelt ist: im Ei liegen zwei Zellkerne (Spermakern und Eikern). *IX* Aus der befruchteten Eizelle ist der zweizellige Keim geworden. *X* weitere Entwickelung des Keims. Es bedeutet überall: *em* Embryosackmutterzelle, *e* Embryosack, *pek* primärer, *sek* secundärer Embryosackkern, *s* Gehilfinnen, *o* Eizelle, *g* Gegenfüßler, *p* Pollenschlauch, *k* Keim (Embryo), *ii* inneres, *ai* äußeres Integument, *f* Funiculus, *h* ein Intercellularraum. Nach STRASBURGER.

Pollenkorne stammenden Zellkerne wandern nach Strasburger in den Pollenschlauch ein. Der letztere bahnt sich durch das Nucellargewebe seinen Weg, falls er nicht schon den nackten Scheitel des Embryosackes oder gar die hinausragenden Gehilfinnen (S. 314) trifft. Nach Strasburger sieht man an günstigen Objecten, dass der Pollenschlauch, wenn er die Gehilfinnen erreicht hat, an denselben fest anhaftet, so dass er eher zerreißt, ehe er sich von denselben trennen lässt. Darauf erscheint der Inhalt einer der Gehilfinnen getrübt, indem das Protoplasma eine feinkörnige Beschaffenheit annimmt, später aber wird es stark lichtbrechend, so dass es nun an Dichte, Körnelung und Färbung ganz mit dem Pollenschlauchinhalt übereinstimmt (Fig. 574 *VIII*). Die andere Gehilfin zeigt dieselben Vorgänge oder bleibt unverändert. Dann verschwinden die Gehilfinnen, indem sich einzelne Theile ihres Protoplasmas loslösen und an verschiedenen Stellen an der Eizelle anhaften. Diese Theile müssen wohl von der Eizelle aufgenommen werden, denn der Inhalt der letzteren wird nun reicher an körnigen Stoffen und sie erscheint nun auch mit einer Cellulosehaut umgeben. Es ist Strasburger in günstigen Fällen gelungen, im Ei nach der Befruchtung zwei Zellkerne wahrzunehmen, von denen der eine der Eizelle angehört, der andere wahrscheinlich aus Substanz, die aus dem Pollenschlauche stammt, gebildet ist (Spermakern), beide Kerne verschmelzen dann miteinander (Fig 574, *VIII*). Freilich bleibt der Pollenschlauch während der Befruchtung geschlossen; es ist also unentschieden, in welcher Form der befruchtende Stoff in die Eizelle übergeht. Strasburger glaubt, dass eine Durchbohrung der Pollenschlauchspitze stattfindet. Es ist ihm in neueren Untersuchungen an Orchidaceen gelungen zu beobachten, dass durch die Membran der Pollenschlauchspitze, die sehr weich sein muss, Protoplasma zwischen die Synergiden eindringt und dass dabei auch der generative Kern des Pollenschlauches vorangehend in das Ei eindringt und mit dessen Kern verschmilzt; bisweilen thun dies auch beide Kerne des Pollenschlauches. Auch bei Monotropa, Torenia, Gloxinia konnte die Verschmelzung des einen generativen Kernes mit dem Eikern gesehen werden. Zu einem ähnlichen Resultate haben auch Guignard's Beobachtungen an Cereus geführt; die Membran des Pollenschlauches verliere die normale Cellulosereaction und werde durch Erweichung durchdringlich; kurze Zeit vor dem Durchgang des Protoplasmas durch die Wand erkenne man die zerstreute chromatische Substanz des Zellkernes, die dann schnell in die Eizelle getrieben werde. Vielleicht werden nach Guignard nicht immer die Gehilfinnen zur Uebertragung des Pollenschlauchinhaltes an die Eizelle benutzt, sonder letztere direct der Eizelle mitgetheilt; er fand dann manchmal den Weg des Inhaltes deutlich bezeichnet durch einen Streifen von Stärkekörnchen, welcher von dem Ende des Pollenschlauches in die Eizelle ging. Nach der Befruchtung verschwindet immer die nicht verwendete Gehilfinnenzelle und auch der Pollenschlauch wird unkenntlich.

Die durch die Befruchtung angeregte Entwickelung besteht in einer beginnenden Theilung der Eizelle. Meist ist dies schon kurze Zeit nach

dem Eintreffen des Pollenschlauches am Embryosack bemerkbar. Bei vielen Holzpflanzen, wie Ulmus, Quercus, Fagus, Juglans, Citrus, Aesculus, Acer, Cornus, Robinia, dauert dies mehrere Tage bis Wochen, bei Colchicum autumnale nach Hofmeister wegen der eigenthümlichen Blüthezeit sogar von Anfang November bis Mai; bei den amerikanischen Eichen mit zweijähriger Samenreife fast ein Jahr. Ehe wir aber die Veränderungen der befruchteten Eizelle weiter verfolgen, ist der *Bildung des Endosperms* im Embryosack zu gedenken, die ebenfalls eine Folge der Befruchtung ist und sehr häufig noch vor der Theilung der Eizelle, spätestens aber während der weiteren Umbildung derselben beginnt. Sie wird nach Strasburger durch Theilung des secundären Embryosackkernes eingeleitet, und erfolgt nach zwei Modificationen. Bei vielen

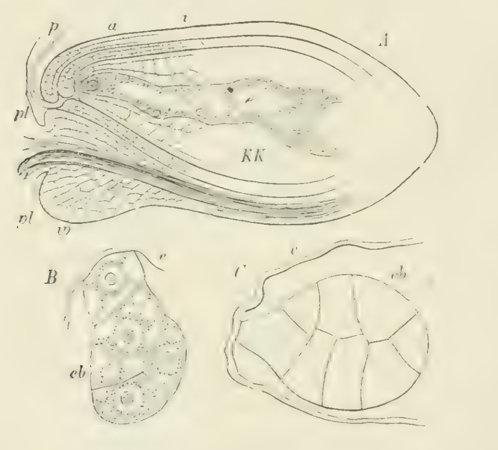


Fig. 575.

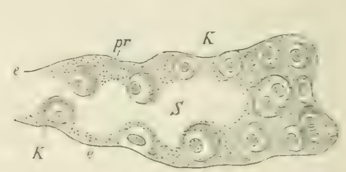


Fig. 576. Viola tricolor. Hinterer Theil des Embryosackes; *e* die Haut desselben, *S* der Saftraum, *K* junge Endospermzellen, im Protoplasma *pr* entstanden. Nach Sachs.

Fig. 575. Viola tricolor. *A* Längsschnitt der anatropen Samenknospe nach der Befruchtung; *pl* Placenta, *w* Wulst an der Raphe, *a* äußeres, *i* inneres Integument, *p* der in die Mikropyle eingedrungene Pollenschlauch, *e* Embryosack, welcher links den noch kleinen Embryo und zahlreiche junge Endospermzellen enthält. — *B* und *C* die Scheitelgegend zweier Embryosäcke *e* mit dem daran gehefteten Embryo *eb*, dessen Embryoträger in *B* zweizellig ist. Nach Sachs.

Dicotylen findet bei der Kerntheilung auch eine Zelltheilung des in diesem Falle engen Embryosackes statt; durch Querwände theilt sich derselbe zuerst in zwei und weiterhin in mehr Zellen, welche das Endospermgewebe darstellen (Loranthaceen, Orobanchaceen, Labiaten, Campanulaceen, Monotropa). Häufiger ist die für die Monocotylen und die meisten Dicotylen zutreffende Entstehung des Endosperms durch freie Zellbildung, indem durch wiederholte Kerntheilung eine Vielzahl von freien Zellkernen im Protoplasmabeleg des Embryosackes entsteht. Während dieser Vorgänge wächst der Embryosack noch bedeutend; dann aber entstehen aus den Kernen Zellen, indem die einzelnen Protoplasmaabschnitte, in deren Mitte je ein Kern liegt, sich mit Cellulosemembranen umkleiden (Fig. 575). Der Embryosack ist also jetzt ausgekleidet mit einer einfachen Zellschicht.

nur am oberen und unteren Ende desselben ist letztere meist mehrfach. Die Zellen dieser Schicht beginnen nun sich zu vermehren und können so schließlich den ganzen Embryosack mit Endospermgewebe erfüllen: letzteres tritt bei sehr großen Embryosäcken sehr spät ein, die Mitte des Sackes ist inzwischen mit einer klaren Vacuolenflüssigkeit erfüllt; dies ist z. B. auch die Cocosmilch in dem zu ungeheurer Größe heranwachsenden Embryosack der Cocosnuss, wo diese Flüssigkeit bis zur Samenreife erhalten bleibt und das Endosperm nur eine dünne Schicht bildet. Eine rudimentäre Endospermbildung, die auf das vorübergehende Erscheinen einzelner freier Zellkerne oder Zellen beschränkt ist, finden wir bei Tropaeolum, Trapa, Najadaceen, Potamogetonaceen, Alismaceen, und bei den Orchidaceen unterbleibt selbst diese.

Während der Endospermbildung vergrößert sich gewöhnlich der Umfang des Embryosackes bedeutend; es stehen damit die Wachsthumsvorgänge der ganzen Samenknospe im Zusammenhange, welche sich dadurch zum Samen entwickelt, und gleichzeitig bildet sich aus den Integumenten die Samenschale. Bei vielen Angiospermen wachsen nun aber die während dieser Zeit sich mit entwickelnden Embryonen, zumal die beiden ersten Blätter (Cotyledonen) derselben bei vielen Dicotylen zu so umfangreichen Körpern heran, dass sie das bereits vorhandene Endosperm verdrängen und schließlich den ganzen vom Embryosack und der Samenschale umschlossenen Raum erfüllen. Solche Pflanzen haben dann im reifen Samen kein Endosperm, und das Gewebe jener Cotyledonen des Embryos ist es dann, in welchem die Reservestoffe des Samens aufgespeichert werden. Bleibt dagegen das Endosperm erhalten, indem der in dasselbe eingebettete Embryo relativ klein bleibt, so dient dieses zur Aufspeicherung der Reservenährstoffe. Gewöhnlich verdrängt der sich vergrößernde Embryosack das ihn etwa noch umgebende Gewebe des Knospenkernes; nur in einzelnen Fällen bleibt letzteres ganz oder theilweise erhalten und füllt sich dann gleich dem Endosperm mit Reservenährstoffen; es wird dann **Perisperm** genannt. Ist nun in einem Samen solches mit Reservenährstoffen erfülltes Endosperm oder Perisperm enthalten, so kann man dasselbe generell als **Nährgewebe** bezeichnen. Die Scitamineen haben im reifen Samen nur Perisperm, kein Endosperm; die Piperaceen und Nymphäaceen aber ein kleines Endosperm, welches in einer Ausbuchtung des viel massenhafteren Perisperms liegt.

Bei der Entwickelung des **Embryo** aus der Eizelle bildet sich ausnahmslos die Wurzel am hinteren, der Anheftungsstelle, also dem Mikropylenende zugekehrten Theile des Embryo, die Stammknospe an dem freien der Anheftungsstelle abgekehrten Theile, endständig oder bei den Monocotylen seitlich. Die Eizelle verwandelt sich aber, wie bei den Gymnospermen, nicht unmittelbar in den Embryo. Ihr der Mikropyle zugekehrtes Ende verwächst mit der Haut des Embryosackes, dann streckt sie sich zu einem ziemlich langen Schlauche, der an seinem freien nach dem Grunde der Samenknospe hingekehrten Ende durch eine Anzahl von Querwänden abgetheilt wird. Diese Zellreihe hat man als **Vorkeim**,

Embryoträger oder Suspensor bezeichnet: aus der Endzelle oder den beiden Endzellen derselben geht der Embryo selbst hervor. Nach HANSTEIN sind die Vorgänge bei Capsella folgende (Fig. 577). Die erwähnte Endzelle schwillt etwas an und theilt sich nach einander durch eine, dann durch eine zweite zu jener rechtwinklige Längswand und darauf durch eine zu beiden rechtwinklige Querwand, so dass ein aus acht Kugeloctanden bestehendes rundliches Körperchen entsteht, welches Embryokügelchen genannt wird

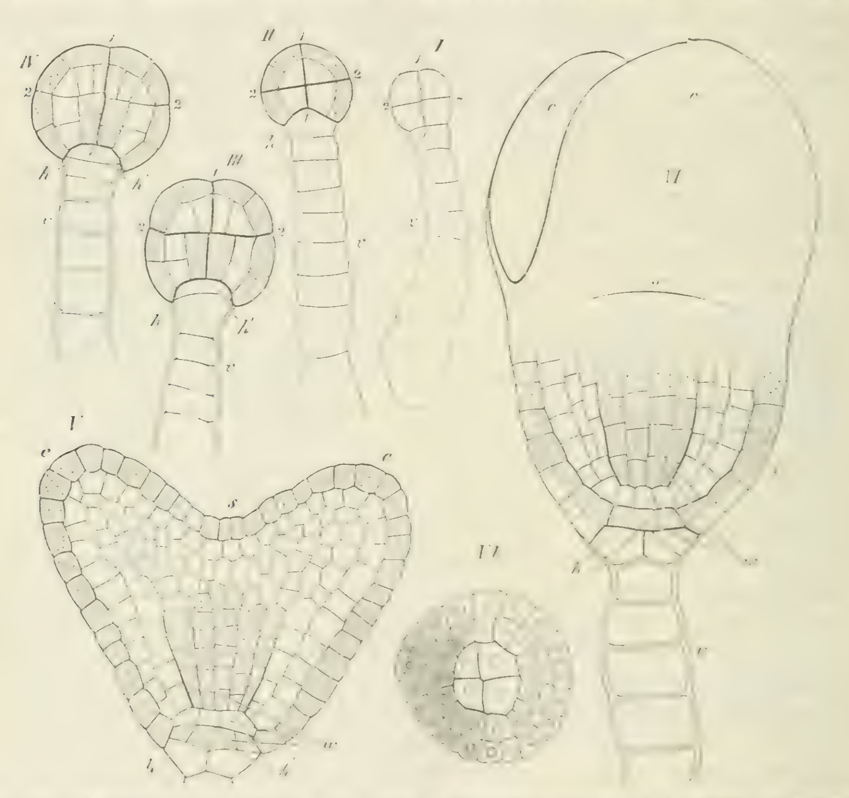


Fig. 577. Keimbildung von Capsella bursa pastoris, Entwickelungsfolge nach den Zahlen *I—VI* (*VI* Wurzelende von unten gesehen); *1*, *1—2*, *2* die ersten Theilungen der Scheitelzelle des Vorkeims *v*; *h h'* die Hypophyse, *c* Cotyledonen, *s* Scheitel der Embryoaxe, *w* die Wurzel. Dermatogen und Plerom sind dunkel gehalten. Nach HANSTEIN.

(Fig. 577 *I*). Aus der durch die Querwand abgegrenzten oberen Embryohälfte gehen späterhin die Cotyledonen und die Stammknospe, aus der unteren die Wurzel, resp. das hypocotyle Glied hervor. Aber schon jetzt differenziren sich die Gewebe des künftigen Embryo, indem in jedem der Octanden durch eine pericline Wand eine äußere von einer inneren Zelle abgegrenzt wird (Fig. 577 *II*); die äußeren, in der Figur dunkel gehaltenen Zellen stellen das Dermatogen, also die junge Epidermis dar, denn die Zellen dieser Schicht theilen sich von jetzt an nur durch anti-

kline, d. h. rechtwinklig auf der Außenfläche stehende Wände (I., S. 122). Aus den inneren Zellen, deren Theilungen durch die Figuren *III* und *IV* veranschaulicht wird, gehen Periblem und Plerom (I., S. 122) hervor, die beide nach Famintzin auch schon früh für immer gesondert werden, wie in unserer Figur dadurch angedeutet ist, dass das Plerom dunkel gehalten ist. Durch weiteres Wachsthum wird der bis dahin kugelige Embryo dreieckig, dann herzförmig, indem sich an beiden Seiten des Scheitels zwei umfangreiche Protuberanzen, die Cotyledonen, erheben (Fig. 577 *V*), zwischen denen der Scheitel der zukünftigen Axe liegt. Die dem Embryokügelchen nächstbenachbarte Zelle des Vorkeims, von Hanstein Hypophyse genannt, wird mit zum Aufbau des Embryos verwandt, als Abschluss des Embryokügelchens nach unten: sie zerfällt durch eine Querwand in zwei übereinandergelegene Zellen h und h', von denen die untere am Aufbau des Embryo sich nicht betheiligt, während die obere nochmals durch eine Querwand zerfällt; zugleich treten auch Längswände auf (Fig. 577 *V*). Die aus den oberen der beiden Hypophysenzellen hervorgegangenen Zellen bilden den Periblemabschluss des Wurzelkörpers, während aus der unteren eine (Fig. *V*) dunkel gehaltene Zellschicht hervorgeht, die sich an das Dermatogen anschließt. Von dem letzteren gehen nun an der Wurzelspitze durch tangentiale Theilungen die Kappen der Wurzelhaube aus, wie dies aus Fig. 578 ersichtlich ist. — Bei den Monocotylen zeigt die Embryoentwickelung Abweichungen, die hauptsächlich damit zusammenhängen, dass hier nicht zwei Cotyledonen am oberen Ende des Embryo hervorsprossen, sondern nur ein einziger vorhanden ist. Nach Hanstein's und Famintzin's Untersuchungen verläuft die Embryobildung bei Alisma Plantago in der durch die Figuren 579 und 580 dargestellten Weise: man wird aus den successiven Entwickelungsstadien erkennen, dass hier der Embryo nicht aus der obersten Zelle *l* allein hervorgeht, sondern auch aus den Zellen *m* und *n*, die aus der vorletzten Zelle des Vorkeimes stammen; man sieht ferner, dass die ganze obere den Scheitel des Embryo einnehmende Gewebemasse *l* in Fig. 579 *V* zum Cotyledon wird, während der Stammvegetationspunkt sich seitlich am Embryo bildet, nämlich aus der mit *m* bezeichneten Region, welche an der rechten Seite eine kleine Einsenkung bildet; letzteres wird durch Vergleichung mit den etwas älteren Stadien der Embryonen in Fig. 580 *VI* deutlich. Aus dem Theile *n* Fig. 579 entwickelt sich der Wurzelkörper, *o* und *p* bilden die Hypophyse und einen Theil des Embryo. Während

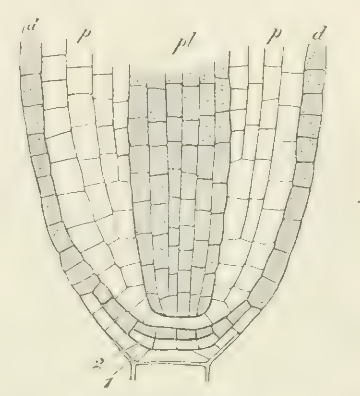


Fig. 578. Schematische Darstellung der Entstehung der Hauptwurzel eines Embryo der Dicotylen; *1* und *2* die ersten Kappen der Wurzelhaube; *p* Periblem, *pl* Plerom, *d* Dermatogen. Nach Hanstein.

in diesem Falle der Cotyledon eine terminale Bildung des Embryo ist, giebt es nach SOLMS-LAUBACH auch monocotyle Embryonen mit seitlich entstehendem Cotyledon, wo der Stammvegetationspunkt ursprünglich das Ende des Embryo einnimmt und erst nachträglich durch die Entwickelung des seitlich davon entstehenden Cotyledons in eine seitenständige Lage gerückt wird, wie bei Dioscoreaceen und Commelynaceen.

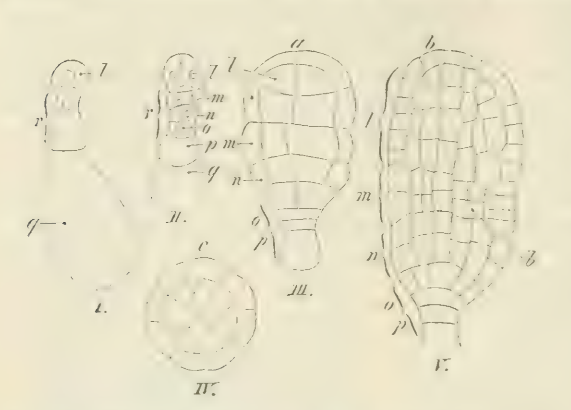


Fig. 579. Entwickelung des Embryo von Alisma Plantago. *I* Vorkeim, dreizellig; die Zelle *q* schwillt später kugelig an, aus *l* geht der Cotyledon, aus *r* Theile des Embryo und des Embryoträgers hervor. *II* aus der mittleren Zelle *r* sind durch drei Querwände die vier Zellen *m*, *n*, *o*, *p* entstanden; aus *n* geht die Wurzel, aus *o* und *p* die Hypophyse hervor. *III* oberer Theil eines weiter entwickelten Embryo; durch perikline Wände ist das Dermatogen abgesondert, *l* sind die aus der Endzelle *l* von Fig. *II* hervorgegangenen Zellen. *IV* optischer Querschnitt desselben Embryo. *V* älterer Embryo; der Scheitel des Embryo ist der Cotyledon (von *b* bis *b*), während der Stammvegetationspunkt rechts, wo die kleine Einsenkung sich befindet und die größeren Zellen des Dermatogens liegen, sich bildet. Die Bezeichnung der Buchstaben bezieht sich auf die durch Theilung der entsprechend bezeichneten Zellen der jüngeren Stadien entstandenen Zellcomplexe. Nach FAMINTZIN.

Es sind aber in den Befruchtungsvorgängen und in der Embryobildung noch mancherlei Abweichungen bekannt geworden.

Vor allem ist hier die erst kürzlich von TREUB beobachtete eigenthümliche Befruchtung von Casuarina zu erwähnen, welche bis jetzt unter den Angiospermen einzig dasteht. Schon der Umstand, dass der Nucellus hier aus seinem sporogenen Gewebe zahlreiche (20



Fig. 580. Aeltere Embryonen von Alisma Plantago (vergl. Fig. 579); *c* Cotyledon, *p* Stammvegetationspunkt, *a* hypocotyles Glied, *w* Wurzel, *h* Hypophyse. In *VI* ist das Dermatogen dunkel gehalten. Nach HANSTEIN.

und mehr) Embryosäcke hervorgehen lässt, deutet auf eine Hinneigung dieser Gattung zu den Gymnospermen. Die Mehrzahl dieser Embryosäcke schreitet auch zur Bildung eines Sexualapparates, indem der primäre Embryosackkern durch Theilung

den sexuellen Kern und einen secundären Embryosackkern erzeugt. Aber nur ein einziger der Embryosäcke kommt zur schließlichen Entwickelung, und zwar indem sein sexueller Kern schon vor der Befruchtung sich mit einer Cellulosehaut umgiebt, abweichend von den übrigen Angiospermen, wo die Eizelle vor der Befruchtung membranlos bleibt. Aus dem secundären Embryosackkern geht später durch Theilung eine große Zahl freier Prothalliumkerne hervor, aus denen sich dann das Endosperm entwickelt. Die auffallendste Eigenthümlichkeit aber ist die, dass der Pollenschlauch nicht in die Mikropyle eindringt, sondern in dem Gewebe des Fruchtknotens, mit welchem die Samenknospen in der sehr engen Fruchtknotenhöhle verwachsen, auf dem nächsten Wege bis zur Chalaza hinwächst; hier dringt er in einen der nicht zur Entwickelung gekommenen Embryosäcke ein, welche vorher schlauchförmig bis ins Gewebe der Chalaza gewachsen waren und nun bereits absterben; auf diesem Wege gelangt er in den Nucellus, wo seine Spitze mit dem fertilen Embryosack fest verwächst. Von Gehilfinnen und Antipoden ist dabei nichts zu sehen. Es schnürt sich aber die Spitze des Pollenschlauches von dem übrigen Schlauche ab und bleibt am Embryosack haften, wobei sie durch Wachsthum des letzteren von dem Basalstück entfernt wird. Die Eizelle entwickelt sich dann erst ziemlich spät, nämlich wenn die Endospermzellen Wände bekommen, zum Embryo, und zwar ganz auf die gleiche Weise wie bei den übrigen Angiospermen. Es bleibt hierbei aber noch unbekannt, ob und wie ein Spermakern durch die Wände von Pollenschlauch und Embryosack hindurch und nach der entfernt liegenden Eizelle wandert. Ob wir berechtigt sind, auf Grund dieser Beobachtungen die Casuarinaceen mit Treub als übrig gebliebene Repräsentanten einer directen Abzweigung von den Gymnospermen zu betrachten und sie als „Chalazogamen" allen übrigen Angiospermen, die er als „Porogamen" (Acrogamen nach Engler) zusammenfasst, gegenüber zu stellen, dürfte noch weiterer Forschung und Erwägung anheim zu stellen sein.

Gewisse Abweichungen der Embryobildung von dem beschriebenen Modus kommen bei manchen Angiospermen vor, was namentlich von Guignard verfolgt worden ist. Bei Pistia, einigen Orchidaceen und Corydalis cava verwandelt sich die Eizelle in einen kugeligen Zellkörper, der direct den Embryo, also ohne Embryoträger, vorstellt. Die erste Wand der Embryomutterzelle ist auch nicht immer eine longitudinale, sondern steht manchmal horizontal. Bei Lupinus trennt sich nach Strasburger der Embryo frühzeitig von den Zellen des langen Embryoträgers. Bei manchen Orchidaceen dagegen wächst der letztere nach Treub als eine durch Querwände gegliederte Zellreihe aus der Mikropyle heraus und legt sich an die Placenten an, ohne Zweifel um dem Embryo Nahrung zuzuführen. Bei vielen Leguminosen sterben alle Zellen des Embryoträgers ab, so dass es zu keiner Bildung einer Hypophyse kommt. Die Differenzirungen, welche in der Wurzelspitze und Wurzelhaube eintreten, sind sehr variabel. Bei den Gramineen wird sogar die Wurzelspitze tief im Innern des Embryogewebes angelegt, so dass sie von einer als Coleorhiza oder Wurzelscheide bezeichneten Gewebeschicht bedeckt ist, welche sie bei der Keimung durchbrechen muss (s. unten). Bei vielen Gramineen und manchen Dicotylen werden auch schon Seitenwurzeln im Embryo angelegt; bei Trapa schlägt die Hauptwurzel frühzeitig fehl und es entstehen Seitenwurzeln aus dem hypocotylen Axenstück. Eine sehr auffallende Ausnahme aber von der weit fortschreitenden Ausbildung der jungen Pflanze innerhalb des reifenden Samens machen die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, besonders die Orchidaceen, Orobanchaceen und Monotropa; bei ihnen bleibt der Embryo bis zur Samenreife ein rundliches, zuweilen nur aus wenigen Zellen zusammengesetztes Körperchen ohne alle äußere Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel, die überhaupt erst nach der Keimung zu Stande kommt.

Fälle von Apogamie (I., S. 659), wie sie bei manchen Gefäßkryptogamen vorkommen, wiederholen sich auch bei Angiospermen. Strasburger hat gezeigt, dass bei Funkia, Nothoscordum (Allium) fragrans, Citrus, Mangifera, Coelebogyne ilicifolia etc. Embryonen nicht aus der Eizelle, sondern ungeschlechtlich durch Sprossung aus Zellen des Nucellus, die dem Embryosack benachbart sind, entstehen. Diese

Pflanzen haben zwar einen normal ausgebildeten Eiapparat; das Ei kann auch befruchtet werden, allein es entwickelt sich nicht oder nur selten zum Embryo. Zellen des Nucellus, welche den Scheitel des Embryosackes bedecken (Fig. 581), werden protoplasmareich, schwellen an und theilen sich; die so angelegten Adventivembryonen wachsen nun, indem sie den Embryosack vor sich herschieben, immer mehr in das Innere der Samenknospe hinein und gewinnen ganz das Aussehen echter Embryonen. Da eine größere Anzahl von Nucellus-Zellen in dieser Weise aussprosst, so kommt hier das Verhältniss der Polyembryonie zu Stande. Coelebogyne ilicifolia, die bei uns nur in weiblichen Exemplaren cultivirt wird und doch oft keimfähige Samen hervorbringt, hielt man deshalb früher für ein Beispiel von Parthenogenesis (I., S. 658), bis STRASBURGER hier die Bildung der ungeschlechtlichen Adventivembryonen nachwies.

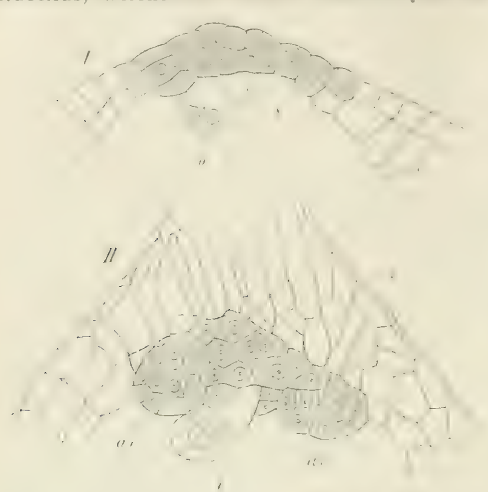


Fig. 581. Bildung der Adventivembryonen bei Funkia ovata. *I* Zellen des Scheitels des Nucellus mit Inhalt angefüllt, darunter das befruchtete Ei mit zwei Zellkernen und der Rest der Gehilfin. *II* aus den mit Inhalt angefüllten Zellen des Nucellus sind mehrere Adventivkeime hervorgegangen; das Ei hat sich in drei Zellen getheilt. Es bedeutet: *o* Eizelle. *s* Gehilfin, *ae* Adventivkeim, *i* Integumentzellen. Nach STRASBURGER.

Außer den beschriebenen Vorgängen in der Samenknospe treten als Folgen der Befruchtung auch noch andere Veränderungen in der Blüthe und im Blüthenstande ein. Die Staubgefäße, Narben und Griffel vertrocknen oder fallen ab; das Gleiche geschieht auch mit den petaloiden Perigonen und Corollen; die bracteoiden Perigone und Kelche gehen seltener verloren, z. B. bei den Cruciferen und Papaveraceen, meist persistiren sie, nicht selten unter Erstarkung, und dienen dann der Frucht mehr oder weniger als Umhüllung. Auch Deckblätter wachsen und erhärten bisweilen an der Frucht; bei den Compositen ist dies meist am Involucrum des Köpfchens, bei den Cupuliferen an der Cupula, bei den Betulaceen etc. an den Deckblättern der Kätzchen der Fall. Subflorale Axen, welche durch Zerbrechen des Blüthenstandes an den Früchten verbleiben und durch ihre Behaarung als Flugapparate dienen, kommen bei manchen Gramineen (Stupa, Aristida) vor. Besondere, erst an der Frucht ihren Höhepunkt erreichende Ausbildungen der Blüthenhüllen sind die als Pappus oder Haarkrone bezeichneten, den Kelch vertretenden Gebilde bei den Compositen, die in trockener Luft als schirmartige Haarstrahlen sich ausbreiten und als Verbreitungsmittel der Früchte durch den Wind dienen. Auch bei Eriophorum wächst das Perigon zur Fruchtzeit in lange weiße Haare aus. Ueber die Betheiligungen von Theilen der Blüthen oder Blüthenstände an der Bildung der sogenannten Scheinfrüchte ist der folgende Abschnitt nachzusehen. Die bedeutendsten Veränderungen aber erfährt der Fruchtknoten, sowohl durch Wachsthum,

manchmal um das vielhundertfache, als auch bezüglich der äußeren Umrisse und noch mehr bezüglich der inneren Structur, wodurch er zur Frucht wird. Diese betrachten wir besonders im folgenden Abschnitte.

Literatur. HOFMEISTER, Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig 1849. — Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. VI u. VII. — Flora 1857. pag. 125, wo auch die frühere Literatur zusammengestellt ist. — SCHACHT, PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botan. I u. IV. — STRASBURGER, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878. — Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Jena 1880. — Polyembryonie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XII. — Vielkernige Zellen und Embryogenie von Lupinus. Botan. Zeitg. 1880. — Ueber den Befruchtungsvorgang. Verhandl. des naturf. Ver. d. preuß. Rheinlande u Westf. 4. Dec. 1882. — Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena 1884. — HANSTEIN, Entwickelungsgeschichte des Keimes. Botanische Abhandlungen. 1. Heft. Bonn 1870. — HEGELMAIER, Botan. Zeitg. 1874. Nr. 39 ff. — WESTERMAIER, Flora 1876. Nr. 31 ff. — KOCH, Entwickelung des Samens der Orobanchen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botan. XI. pag. 218. — Entwickelung des Samens von Monotropa. Daselbst XIII. — NÄGELI, Scheitelwachsthum der Phanerogamen. Botan. Zeitg. 1879. pag. 124. — FLEISCHER, Flora 1878. — FAMINTZIN, Embryologische Studien. Mém. de l'acad. imp. de St. Pétersbourg. Sér. XXIV. — SOLMS-LAUBACH, Monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Botan. Zeitg. 1878. pag. 65. — TREUB, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. Naturk. Verhandl. d. Koninkl. Acad. XXI. 1879. — HEGELMAIER, Vergleichende Untersuchungen über Entwickelung dicotyledoner Keime. Stuttgart 1878. — DALMER, Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XIV. 1880. — SOLTWEDEL, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XV. pag. 341. — GUIGNARD, Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées. Bull. de la soc. botan. de France XXXIII. 1886. pag. 276. — TREUB, Sur les Casuarinées. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg X. 1891.

§ 170. V. Als **Frucht** bezeichnen wir bei den Angiospermen das in Folge der Befruchtung reif gewordene Gynäceum. In der Regel ist es allein der Fruchtknoten, der diese Umbildung erfährt und der nun zusammen mit den Samen, die aus den Samenknospen hervorgegangen sind, die Frucht bildet. Die veränderte Fruchtknotenwand führt nun den Namen **Pericarpium** oder **Fruchtgehäuse**; ist eine äußere Hautschicht (oft nur die Epidermis) besonders differenzirt, so heißt diese Epicarpium, die innere Schicht Endocarpium; nicht selten ist zwischen beiden noch eine dritte Schicht, das Mesocarpium, zu unterscheiden. Im Allgemeinen bleibt die Fächerung des Fruchtknotens an der Frucht unverändert, d. h. einfächerige Fruchtknoten geben auch einfächerige Früchte, und das Entsprechende gilt für die mehrfächerigen. Indessen können im einfächerigen Fruchtknoten durch nachträgliche Gewebewucherungen falsche Scheidewände sich bilden, wodurch die Frucht entweder über einander liegende Fächer bekommt, wie bei der Gliederfrucht (lomentum) mancher Leguminosen und Cruciferen, oder zwei neben einander liegende Fächer bildet, wie bei der zweifächerigen Hülse von Astragalus. Andererseits schlagen bei mehrfächerigen Fruchtknoten bisweilen zwei oder mehrere Fächer mit ihren Samenknospen bis auf ein Fach fehl und werden durch die Entwickelung des fertilen Faches zusammengedrückt

und mehr oder minder undeutlich; so wird aus dem drei- bis fünffächerigen Fruchtknoten der Linde und aus dem dreifächerigen der Eiche eine meist einsamige, einfächerige Frucht.

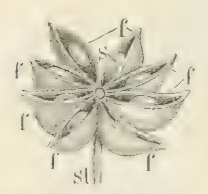


Fig. 582. Syncarpium von Illicium anisatum auf dem Blüthenstiel *st*, *ff* die einzelnen monomeren Früchte mit je einem Samen *s*. Nach PRANTL.

Mit der Zahl der Fruchtknoten einer Blüthe stimmt im Allgemeinen auch die Zahl der Früchte überein, die sie liefert. Wenn also in einer Blüthe mehrere oder viele monomere Fruchtknoten vorhanden sind, so entstehen aus der Blüthe ebensoviele Früchte; doch bilden dann die letzteren oft mehr oder weniger ein Ganzes, welches wie eine einfache Frucht erscheint und bisweilen auch im Ganzen sich von der Pflanze ablöst; solche Vereinigungen der Früchte einer und derselben Blüthe werden als Syncarpium oder Sammelfrucht bezeichnet; Beispiele sind Ranunculus, Clematis, Helleborus, Paeonia, Illicium (Fig. 582), sowie die Brombeere und Himbeere. — Andererseits können aus einem einzigen Fruchtknoten anscheinend mehrere Früchte hervorgehen, indem seine Fächer sich so umgestalten, dass daraus zwei oder mehr samenhaltige Theile hervorgehen, deren jeder scheinbar eine gesonderte und auch für sich abfallende Frucht darstellt und als Mericarpium oder Theilfrucht zu bezeichnen ist, die dann immer einsamig zu sein pflegt. So geschieht es mit den vier Clausen des Fruchtknotens der Labiaten und Boraginaceen (S. 303); ähnlich ist es bei Tropaeolum. Oder die Sonderung findet erst durch Spaltung und Zerreißung gewisser Gewebeplatten der reifen Frucht statt. So zerfällt die Frucht bei den Umbelliferen und bei Acer durch Längstheilung der Scheidewand in zwei einsamige Mericarpien. Bei Geranium spaltet sich die fünffächerige Frucht in fünf einsamige Theilfrüchte, wobei zugleich der stehen gebliebene Griffel ebensoviele sich abtrennende grannenartige Theile liefert, an denen die Mericarpien angewachsen sind (Fig. 583).

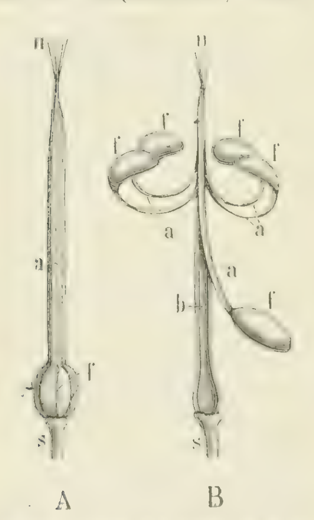


Fig. 583. Frucht von Geranium, *A* vor, *B* nach dem Zerspringen in die Mericarpien *f*, die mit den grannenartigen Theilen *a* von dem mittleren Theil der Scheidewände *b* sich ablösen; *s* Blüthenstiel, *n* Narben. Nach PRANTL.

Wenn mehrere Früchte, die einer Blüthe oder einem ganzen Blüthenstande angehören, unter Betheiligung anderer Blüthentheile oder der Axe des Blütenstandes zusammen ein fruchtartiges Ganzes darstellen, so heißt ein solches Gebilde eine Scheinfrucht. So ist z. B. die Erdbeere eine Scheinfrucht, bei welcher der Axentheil der Blüthe fleischig-saftig angeschwollen ist und die zahlreichen kleinen Früchte in dieser Gewebemasse halb eingesenkt sitzen, während bei der Hagebutte Rosenfrucht die

urnenförmig ausgehöhlte Blüthenaxe als rothe oder gelbe saftige Hülle die Einzelfrüchte umschließt. In diesen Fällen geht die Scheinfrucht aus einer einzigen Blüthe hervor. Einen umgewandelten Blüthenstand aber stellt sie dar bei der Maulbeere, wo das ganze Blüthenköpfchen sich in eine Scheinfrucht umwandelt, indem die Perigonblätter jeder einzelnen Blüthe, welche je eine kleine achenienartige Frucht umgeben, fleischig anschwellen. Aehnlich verhält sich die Scheinfrucht der Ananas. Hierher gehört auch die Feige: sie ist die ausgehöhlte, auf der Innenseite mit Früchten besetzte Axe der ganzen Inflorescenz (Fig. 505, S. 279). Bei diesen Scheinfrüchten wird also das süße saftige Gewebe von einem morphologisch ganz anderen Organe gebildet, wie bei den gewöhnlichen saftigen Früchten, wo hierzu das Pericarp dient; physiologisch hat es aber die gleiche Bestimmung.

Je nach der Beschaffenheit, welche das Pericarp annimmt, und je nachdem es sich bei der Reife von selbst öffnet oder nicht, unterscheidet man folgende Arten der echten Früchte.

A. Trockene Früchte. Das Pericarp ist holzig, lederartig zäh oder trockenhäutig, der Zellsaft ist aus allen Zellen desselben verschwunden.

1. Trockene Schließfrüchte. Das Pericarp springt nicht auf, es umhüllt den meist einzigen Samen bis zur Keimung. Die Samenschale ist hier dünn, hautartig, wenig ausgebildet, da der Schutz des Samens durch das Pericarp versehen wird. Bei der Reife trennt sich auch die ganze geschlossene Frucht von der Pflanze.

a. einfache einsamige trockene Schließfrüchte. Hierher gehören:

die Nuss: das Pericarp ist dick und hart, besteht aus verholztem Gewebe; z. B. die Haselnuss und die Früchte anderer Cupuliferen;

die Achene (achenium): das Pericarp ist dünner, lederartig zäh oder spröde und zerbrechlich, z. B. die Früchte der Polygonaceen, Chenopodiaceen, Compositen etc. In dem besonderen Falle, wo das Pericarp mit dem Samen untrennbar verwachsen ist, wie bei den Körnerfrüchten der Gramineen, wird die Frucht Caryopse genannt.

b. mehrfächerige, in einsamige Mericarpien zerfallende trockne Schließfrüchte (S. 340). Jedes Mericarpium ist dann als Nuss oder Achenium ausgebildet (Umbelliferen, Geraniaceen); bei Acer ist jedes Mericarp geflügelt und wird Samara (Flügelfrucht) genannt.

2. Trockene Springfrüchte, Kapseln im weitern Sinne. Das Pericarp zerreißt oder zerspringt bei der Reife wegen Hygroscopicität seiner Gewebe (I., S. 428) und entlässt die Samen. Letztere sind hier mit kräftig ausgebildeter, meist harter oder zäher Samenschale versehen und fast immer in Mehrzahl in einer Kapsel enthalten. Das Aufspringen geschieht nicht selten in Folge eines eigenthümlichen Mechanismus des Pericarps durch eine plötzliche Ausgleichung einer bestehenden Spannung, was mit einem Fortschnellen der Samen verbunden ist, worin wir also ein besonderes Verbreitungsmittel der Samen erkennen.

a. Kapseln mit longitudinaler Dehiscenz. Hierzu gehören folgende Formen.

Die Balgfrucht (folliculus); aus einem monomeren Fruchtknoten hervorgehend; das einzige Carpell springt an der Bauchnaht, also längs der verwachsenen samentragenden Ränder auf (Fig. 582 S. 340), wie bei Paeonia, Helleborus und verwandten Ranunculaceen, bei Crassulaceen etc.; bei Asclepias löst sich dabei auch die dicke Placenta ab.

Die Hülse (legumen) geht ebenfalls aus einem monomeren Fruchtknoten hervor, das Carpell springt aber nicht bloß an der Bauchnaht, sondern auch längs

seiner Rückennaht in zwei Längshälften auf (Pisum, Vicia, Phaseolus, Lupinus und sehr viele andere Papilionaceen, Fig. 584).

Die Schote (siliqua) besteht aus zwei Carpellen, die mit ihrer Längsscheidewand eine zweifächerige Frucht bilden; die beiden Längshälften des Pericarps lösen sich von der stehen bleibenden Schweidewand ab, die an ihren Rändern beiderseits die Placenten trägt (die meisten Cruciferen, Fig. 585 u. 586).

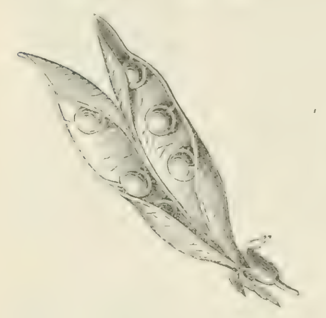


Fig. 584. Hülse von Pisum sativum, an der Bauch- und Rückennaht aufspringend.

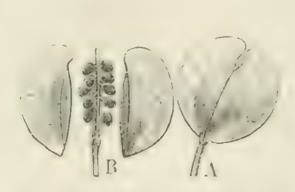


Fig. 585. Schötchen von Thlaspi arvense, *A* noch geschlossen, *B* in die zwei abfallenden Klappen aufspringend, die schmale Scheidewand mit den Samen stehen bleibend.



Fig. 586. Schötchen von Draba verna, *A* die beiden Klappen aufspringend, *B* die stehen gebliebene breite Scheidewand mit den Placenten und den daran sitzenden Samen.

Die Kapsel (capsula) im engeren Sinne geht immer aus einem polymeren Fruchtknoten hervor und ist wie dieser einfächerig oder mehrfächerig. Das Pericarp zerspaltet sich der Länge nach in zwei oder mehr Klappen (valvae), die meist bis zur Basis auseinander weichen, bisweilen aber vom Scheitel her nur zum Theil nach abwärts sich trennen, in welchem Falle eine mit Zähnen aufspringende Kapsel vorliegt (Cerastium). Die Zahl der Klappen oder Zähne entspricht der Zahl der Carpelle, aus denen der Fruchtknoten zusammengesetzt ist, oder beträgt wohl auch das Doppelte. Die Dehiscenz steht daher immer in Beziehung zu den Scheidewänden, wo solche vorhanden sind; erfolgen die Längsrisse so, dass die Scheidewände selbst gespalten werden, so ist es eine Kapsel mit septicider Dehiscenz (z. B. bei Colchicum, Veratrum); erfolgt die Spaltung aber in der Mittellinie der Fächer, so ist dies loculicide Dehiscenz (Liliaceen, Juncaceen, Iridaceen, viele Scrofulariaceen etc.), wobei je eine ganze Scheidewand auf der Mitte der Klappe sitzt oder aber ein Theil jeder Scheidewand oder die ganzen Scheidewände an einer mittelständigen Säule zurückbleiben, wie bei Rhododendron. Bei der septiciden Dehiscenz entspricht also jede Klappe einem ganzen Carpell, bei der loculiciden besteht sie dagegen aus den beiden Hälften je zweier ursprünglicher Carpelle. Auch bei einfächerigen Kapseln geschieht das Aufspringen bald entsprechend der septiciden (Gentiana), bald der loculiciden Dehiscenz (Viola).



Fig. 587. Mit Deckel aufspringende Kapsel von Hyoscyamus: *d* der abspringende Deckel, *w* die Scheidewand der Kapsel *k*, *s* die Samen. Nach PRANTL.

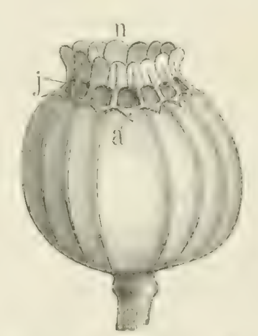


Fig. 588. Porenkapsel von Papaver somniferum; *n* die Narbe, darunter die Poren *j*, entstanden durch Zurückschlagen der Stücke *a* der Kapselwand. Nach PRANTL.

b. Kapseln mit transversaler Dehiscenz oder mit Deckel aufspringende Kapseln (capsula circumscissa oder pyxidium), wo der obere Theil des Pericarps

wie ein Deckel abfällt, während der untere wie eine Urne auf dem Blüthenstiel stehen bleibt; in der Regel enthält die letztere die an der Placenta sitzenden Samen (Anagallis, Hyoscyamus Fig. 587); bei Plantago nimmt der Deckel, der den größten Theil des Pericarps umfasst, Placenta und Samen mit fort.

c. Porenkapseln (capsula porose dehiscens), wo nur an bestimmten, meist nach oben liegenden Stellen des Pericarps durch Ablösung kleiner Lappen Oeffnungen von geringem Umfange entstehen, aus denen die kleinen Samen durch den Wind wie aus Streubüchsen allmählich herausgeschüttelt werden, wie bei den Mohnköpfen (Fig. 588), bei Antirrhinum und Campanula.

B. Saftige Früchte. Das Gewebe gewisser Schichten des Pericarps bleibt bis zur Reifezeit saftig oder nimmt sogar eine weiche musartige, oft mit Wohlgeschmack verbundene Beschaffenheit an. Es liegt darin ein wichtiges Mittel zur Verbreitung der Samen, indem Thiere und Menschen solchen Früchten nachstellen und durch Zurücklassung der in den letzteren enthaltenen Samen der Verbreitung der letzteren den größten Vorschub leisten.

3. Saftige Schließfrüchte. Das Pericarp springt nicht auf, die in der Ein- oder Mehrzahl darin enthaltenen Samen werden nicht entlassen, die ganze Frucht trennt sich mit ihnen von der Pflanze.

a. Die Steinfrucht (drupa). Ein dünnes Epicarp bedeckt ein meist mächtig entwickeltes saftiges Mesocarp; das Endocarp aber bildet eine mehr oder minder harte Schicht (den Stein), welche gewöhnlich nur einen weichschaligen Samen umschließt (die Pflaume, Kirsche und andere Früchte der Amygdalaceen, sowie die Wallnuss).

b. Die Beere (bacca). Innerhalb eines mehr oder minder dicken Epicarps von zäher Beschaffenheit ist der übrige Theil des Pericarps als saftiges Gewebe mächtig entwickelt, in welchem die Samen, die hier eine feste oder selbst harte Schale besitzen, eingebettet liegen. Die Beere unterscheidet sich also durch den Mangel eines Endocarps von der Steinfrucht; hierher gehören die Früchte von Ribes, Vaccinium, Solanum etc. Etwas abweichende Formen der Beere sind die Kürbis- und Gurkenfrucht, die Citrone und die Früchte anderer Citrusarten, wo aus der innersten Gewebeschicht der Wandung des mehrfächerigen Fruchtknotens frühzeitig mehrzellige Protuberanzen sich entwickeln, welche nach und nach als isolirte, aber dicht zusammengedrängte saftige Gewebelappen den Hohlraum der Fruchtfächer erfüllen.

4. Saftige Springfrüchte. Das Pericarp, welches die saftige Beschaffenheit des Fruchtknotens behält, springt auf, ähnlich wie eine Kapsel, und entlässt die in Mehrzahl vorhandenen Samen, deren Schale meist kräftig ausgebildet ist. Solche saftige Kapseln springen der Länge nach mit Klappen auf; sie finden sich bei Aesculus und Balsamina.

Die hier gegebene Aufzählung enthält nur die gewöhnlicheren Fruchtarten. Es giebt noch mancherlei Formen, die sich nicht streng unter eine dieser Kategorien stellen lassen und die den besonderen Lebensverhältnissen einzelner Pflanzengattungen angepasst sind.

Literatur. de Candolle, Organographie végétale. Paris 1827. — Gärtner, De fructibus et seminibus plantarum. Stuttgart 1788. — Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. Berlin 1859. — Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. pag. 589. — Steinbrink, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Bonn 1873. — Hildebrand, Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873. — Huth, Die Klettpflanzen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Verbreitung durch Thiere. Bibliotheca botan. Nr. 9. Cassel 1887.

§ 171. VI. Der **Same** zeigt ebenfalls mancherlei Verschiedenheiten bei den einzelnen Familien. Seine äußere Beschaffenheit hängt von der Ausbildung des Pericarps ab; die Samenschale (testa), welche aus

den Integumenten hervorgeht, wird im Allgemeinen um so dicker, härter und fester, je weicher das Fruchtgehäuse ist, besonders aber dann, wenn dieses aufspringt und die Samen ausgestreut werden; ist das Pericarp dagegen zähe oder hart und umschließt es den Samen bis zur Keimung, wie bei den Nüssen, Achenen, Steinfrüchten und Mericarpien, so bleibt die Samenschale sehr dünn und weich. Die Gewebe, welche die Härtung der Samenschale bedingen, sind I., S. 155 besprochen worden. Die Epidermis der Samenschale zeigt manchmal besondere, die Verbreitung der Samen oder deren Keimung befördernde Beschaffenheiten; nicht selten wachsen die Epidermiszellen zu Haaren aus, die Baumwolle besteht z. B. aus den langen Wollhaaren, welche die Samen von Gossypium bekleiden; in anderen Fällen entwickelt sich nur ein pinselförmiger Büschel langer Haare am Ende des Samens, wie bei Asclepias, Epilobium, Salix etc. An Stelle von Haaren kann auch ein flügelförmiger Fortsatz der Samenschale als Verbreitungsmittel durch den Wind dienen (Bignoniaceen). Manche Samen besitzen eine Schleimepidermis, deren schleimige Zellhautschichten bei Benetzung mit Wasser stark aufquellend heraustreten und den Samen in eine Schleimschicht einhüllen (Linum, Cydonia, Plantago, manche Cruciferen, I, S. 158). Die Stelle der Samenschale, wo sich der Samen vom Funiculus abgelöst hat, ist meist leicht kenntlich und wird als Nabel (hilus, umbilicus) bezeichnet; bisweilen ist auch die Mikropyle als ein kleines Grübchen noch kenntlich, welches bei anatropen und campylotropen Samen dicht neben dem Nabel liegt. Um den Nabel oder an der Raphe entwickeln sich bisweilen wulstartige Auswüchse, die man als Caruncula oder Strophiola bezeichnet (Chelidonium, Asarum, Viola, Euphorbia etc.); sie befördern oft durch ihr Wachsthum das Abreißen des Funiculus und dadurch die Befreiung der Samen. Bisweilen entsteht um die Samen noch eine von der Chalaza ausgehende Hülle, welche als fleischig-saftiger, meist lebhaft gefärbter Mantel den Samen umhüllt und von der eigentlichen harten Samenschale sich leicht ablöst; dieses Gebilde wird als Arillus (Samenmantel) bezeichnet; es findet sich bei der Muskatnuss, bei Evonymus. — Pericarpien, die sich nicht öffnen und einen kleinen Samen einschließen, nehmen nicht selten die Beschaffenheit an, die sonst der Schale ausfallender Samen zukommt. Dies ist besonders bei Achenen und Caryopsen der Fall, die daher vom populären Sprachgebrauch auch als Samen bezeichnet werden. So giebt es geflügelte Achenen oder Mericarpien (Fraxinus, Ulmus, Acer) oder solche mit Haarkronen (Pappus der Compositen) oder mit Stacheln und Widerhaken, die als Haftorgane zur Verschleppung der Früchte dienen (Circaea, Caucalis, Daucus, Galium; bei klettenartigen Pflanzen, wie Lappa, Xanthium, sind es die Involucralblätter des Syncarpiums, welche die Widerhaken entwickeln); die schleimbildende Epidermis der Samen kehrt an der Epidermis der Mericarpien von Salvia und anderen Labiaten wieder. Auch zum Einbohren der Samen in den Erdboden giebt es Mittel: das sind die grannenartigen Fortsätze, durch deren hygroskopische Eigenschaften die mit diesen Gebilden ausgestatteten einsamigen Früchte auf dem feuchten Boden in eine

Bohrbewegung versetzt werden (I., S. 428), wie bei manchen Gramineen, wo die Granne der Rückenfortsatz des Deckblattes (Spelze) ist, von welcher die Frucht umhüllt bleibt, oder wie bei den Geraniaceen, wo der sich ablösende Griffelantheil jedes Acheniums die Granne bildet (Fig. 583, S. 340). Es werden hier also vielfach die gleichen Mittel zur Aussaat der Samen durch morphologisch ganz verschiedene Gebilde gewonnen.

Das Endosperm bleibt, wie wir oben gesehen haben, auch bei vielen Angiospermen im Samen erhalten und fungirt dann als Reservenährstoffgewebe; seltener tritt Perisperm im Samen auf und hat dann dieselbe physiologische Bedeutung (S. 333); in beiden Fällen bezeichnen wir solches Gewebe generell als Nährgewebe; der früher dafür gebräuchliche Ausdruck Sameneiweiß ist, weil mehrdeutig, zu vermeiden. Die chemische Form der darin abgelagerten Stoffe pflegt in ganzen Familien constant zu sein und gehört mit zu den systematischen Charakteren der letzteren. In den stärkeliefernden Samen (Gramineen, Cyperaceen, Polygonaceen, Chenopodiaceen, Caryophyllaceen) ist es besonders reich an Stärkemehl, in den ölreichen Samen (Papaveraceen, Euphorbiaceen etc.) findet sich an Stelle von Stärkemehl fettes Oel; in diesen Fällen bleiben die Endospermzellen ziemlich dünnwandig. Nicht selten aber wird das Endosperm hornartig bis steinhart (Dattel- und andere Palmen, Coffea, Phytelephas) und übernimmt damit zugleich den Schutz des Keimlings; in diesem Falle verdicken sich die Zellwände des Endosperms beträchtlich und diese Verdickungsmasse neben dem protoplasmatischen und fettigen Inhalt der Zellen dient dem Keim später zur ersten Nahrung. Näheres über diese Reservestoffe ist I., S. 604 zu finden. Bei Vorhandensein eines Endosperms ist der Embryo in der Regel relativ klein; jenes hat gewöhnlich die Form des ganzen reifen Samens, von dessen Schale es gleichmäßig überzogen ist. Das marmorirte Endosperm der Muskatnuss und des Samens der Arecapalme verdankt seine Marmorirung dem Umstande, dass eine innere dunkle Schicht der Testa von außen her in Form von Lamellen in enge faltenartige Einbuchtungen des hellen Endosperms hineinwuchert. Wird das Innere des Embryosackes nicht ganz von dem Endosperm ausgefüllt, so besitzt das letztere im reifen Samen eine innere Höhlung, die z. B. bei der Cocosnuss, wie schon erwähnt, sehr groß und mit Saft erfüllt ist, bei Strychnos nux vomica einen flachen engen, aber breiten Spalt darstellt. — Bei vielen Angiospermen verschwindet aber das Endosperm bei der Entwickelung des Embryos und es ist auch kein Perisperm vorhanden; dann ist der reife Same ohne Nährgewebe (früher als eiweißlose Samen, semina exalbuminosa bezeichnet), und die Samenschale umhüllt direct den Embryo, der dann relativ groß ist; besonders sind es bei den Dicotylen die beiden Cotyledonen, welche in diesem Falle sehr voluminös werden und als Behälter der Reservenährstoffe dienen, die sonst im Nährgewebe abgelagert werden. In dieser Eigenschaft tritt auch hier neben Proteïnkörpern bald in reicher Menge Stärkemehl (die meisten Papilionaceen, Quercus), bald fettes Oel auf (Cruciferen, Compositen, Cucurbitaceen, Fagus etc.). Zuweilen vergrößert sich der Embryo auch

nur soweit, dass das Endosperm noch als eine dünne hautartige Schicht ihn umgiebt, z. B. bei Linum.

Der Embryo im reifen Samen zeigt, wie schon erwähnt, mit Ausnahme der Fälle, wo er nur ein kleines undifferenzirtes Zellenkörperchen darstellt, bereits die Hauptglieder der zukünftigen Pflanze angelegt; wir unterscheiden an ihm die Keimaxe, die nach hinten direct in eine Hauptwurzel, das Würzelchen (radicula), übergeht, die Keimblätter oder Cotyledonen und oberhalb der Insertion letzterer die kleine Knospe der später nach oben wachsenden Hauptaxe, die sogenannte Plumula, die freilich oft im Samen noch äußerst unentwickelt ist. Seiner Lage nach ist der Embryo bald gerade, bald gekrümmt, und zwar halbkreisförmig, kreisförmig oder sogar spiralig; besonders sind die Cotyledonen oft verschiedenartig gefaltet oder gekrümmt. In Bezug auf das Endosperm befindet sich der Embryo entweder in der centralen Axe desselben oder er liegt excentrisch, nämlich entweder an einer Seite des Endosperms (Gramineen) oder peripherisch um dasselbe herumgebogen (Chenopodiaceen, Caryophyllaceen, Solanaceen). Uebrigens zeigt der Embryo in seinen Gestaltsverhältnissen, sowie in seinem Verhalten bei der Keimung wichtige Unterschiede bei den Mono- und Dicotylen, die deshalb erst unten bei diesen beiden Klassen erwähnt werden sollen.

Literatur. Außer der unter Frucht S. 343 citirten Literatur: Nobbe, Handbuch der Samenkunde. Berlin 1876. — Hildebrand, Botan. Zeitg. 1872. Nr. 1, 15 u. 16, 49—52 und Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan. IX. — Marloth, Mechanische Schutzmittel der Samen. Engler's botan. Jahrb. IV. Heft 3. pag. 225. — Harz, Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin 1885. — Ueber den Bau der Samenschalen s. I., S. 159.

§ 172. I. Klasse. **Monocotyledoneae.** Embryo mit einem Cotyledon; Blüthen vorherrschend aus dreigliederigen Blattkreisen bestehend. Blätter meist parallelnervig (I., Fig. 121, S. 172) bei vorwiegend langer, schmaler und ungetheilter Blattfläche. Stamm mit auf dem Querschnitt meist zerstreut stehenden, geschlossenen Fibrovasalsträngen (I., Fig. 122, S. 174).

Die Keimung der Monocotylen ist das wichtigste Kriterium dieser Klasse; die morphologischen Eigenthümlichkeiten der Keimung sind durch den Umstand bedingt, dass der Embryo nur einen Cotyledon besitzt. Die Entwickelung des monocotylen Embryo haben wir in Fig. 579 u. 580, S. 336 verfolgt. Bei der Keimung treten entweder die Radicula und die Plumula direct aus dem Samen hervor, wie bei den Gramineen, wo die Radicula den sie umschließenden Beutel, der als sogenannte Wurzelscheide oder Coleorhiza mit der Keimaxe in Verbindung bleibt, durchbricht (Fig. 580). Der gewöhnlichere Fall aber ist, dass die untere Partie des Cotyledonarblattes sich streckt und dadurch nicht bloß das Wurzelende, sondern die ganze von der Cotyledonarscheide umhüllte Keimaxe und Keimknospe aus dem Samen hinausschiebt (Fig. 590, S. 348). Eine besondere Eigenthümlichkeit ist nun, dass der Embryo, mag er auf diese oder jene Weise keimen, bei den Monocotylen ein besonderes Saugorgan besitzt, welches bei der Keimung in jedem Falle im Samen eingeschlossen bleibt, indem es die Aufgabe hat, die Reservenährstoffe aus dem Nährgewebe zu resorbiren und sie dem Keim zuzuführen. Je nach der Verschiedenheit der Keimung sind es daher auch morphologisch ungleiche Theile des Embryo, welche in den einzelnen Fällen das Saugorgan bilden, und mitunter macht auch die morphologische Deutung

desselben Schwierigkeiten. Wir beschränken uns hier auf die beiden häufigsten bei den Monocotylen vorkommenden Fälle. Bei der ersterwähnten durch die Gramineen vertretenen Keimungsform (Fig. 589) stellt das Saugorgan das sogenannte Scutellum dar, einen schildförmigen Auswuchs der Axe unterhalb des Cotyledonarblattes, in dessen vorderer Höhlung der Keim sich befindet, während es mit seiner gesammten Hinterfläche unmittelbar dem Endosperm anliegt; bei den Gramineen liegt nämlich der Embryo seitlich, und zwar an der Basis der Vorderseite des Nährgewebes. Hier bleibt nun bei der Keimung nur das Scutellum im Samen zurück und also in beständiger Berührung mit dem Nährgewebe, welches zuletzt durch dasselbe ganz ausgesogen wird. Dagegen wächst nach unten die Wurzel, nach oben die konische Plumula, anfangs von dem ganzen scheidenförmigen Cotyledon umhüllt, aus dem Samen heraus. Bei der zweiten Form der Keimung ist dagegen die obere im Endosperm stecken bleibende Partie des Cotyledons als Saugorgan entwickelt, wie es durch Fig. 590 verdeutlicht wird. Auch Fälle, wo der Embryo rudimentär, nämlich auf einen kleinen rundlichen, nicht gegliederten Gewebekörper reducirt ist, kommen bei Monocotylen vor; so allgemein bei den Orchidaceen und Burmanniaceen. Bei der weiteren Erstarkung der Keimpflanze ist es für die Monocotylen charakteristisch, dass die Hauptwurzel, auch wenn sie sich während der Keimung entwickelt, wie bei Palmen, Zea u. a., doch bald zu wachsen aufhört, und dass dafür Seitenwurzeln aus dem unteren Theile der Axe entspringen, welche von da an die ganze Bewurzelung der Pflanze bilden (I., Fig. 172, S. 308); ein aus der Hauptwurzel sich entwickelndes dauerndes Wurzelsystem, wie es die Gymnospermen und viele Dicotylen haben, fehlt den Monocotyledonen.

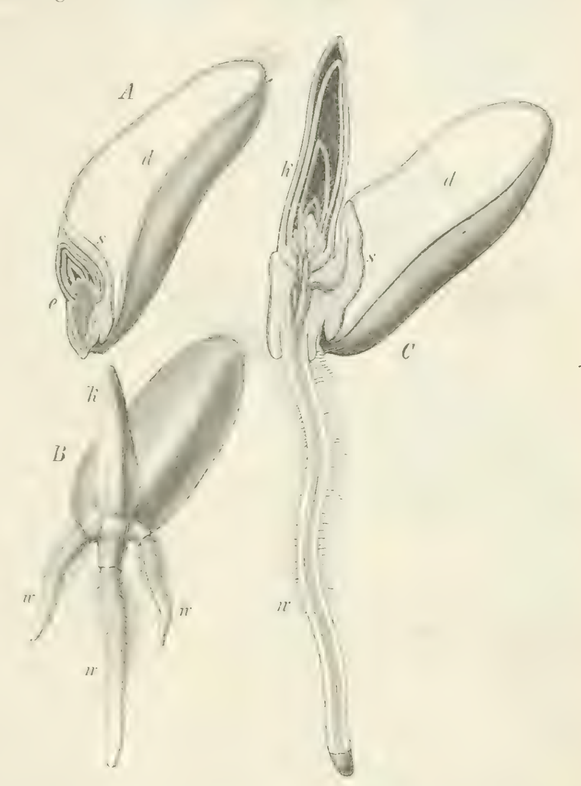


Fig. 589. Triticum vulgare. *A* ungekeimtes Korn im Durchschnitt, *B* gekeimtes Korn, *C* dasselbe im Durchschnitt. Es bedeutet *d* das stärkereiche Nährgewebe, an dessen Außenseite am Grunde der Keim *e* liegt, welcher auf seinem Rücken das Saugorgan oder Scutellum *s* trägt, welches unmittelbar dem Nährgewebe anliegt; *k* die Plumula, von dem konischen scheidenförmigen Cotyledon eingehüllt; *w* Wurzeln, an ihrer Ursprungsstelle aus der Coleorhiza hervortretend. Etwas vergrößert. Nach SACHS.

Die verbreitetste Form der Blätter unter den Monocotylen ist allerdings die mit deutlich entwickelter, den Stengel und die Knospe umfassender Scheide und mit ungetheilter, vorwiegend langer und schmaler, parallelnerviger Blattfläche (Fig. 480, 483 *A*, S. 260, 262). Allein es kommen hier auch oft Blätter vor mit stark

entwickelter, großflächiger, sogar getheilter und auch mit hand- oder fiederförmiger Nervatur versehener Lamina, wie besonders bei den Araceen und Palmen. — Die Axelsprosse der Monocotylen beginnen gewöhnlich mit einem der Mutteraxe anliegenden, ihr den Rücken zukehrenden, nicht selten zweinervigen Vorblatt, was sich besonders auch in den Inflorescenzen bemerkbar macht.

Fig. 590. Keimung von Phoenix dactylifera. *I* Querschnitt des ungekeimten Samens; *II*, *III*, *IV* Keimungszustände, *IV* in natürlicher Größe. *A* Querschnitt des Samens von *IV* bei *xx*, *B* Querschnitt von *IV* bei *xy*, *C* ebenso bei *zz*. *e* das hornige Nährgewebe, *s* Scheide des Cotyledonarblattes, *st* dessen Stiel, *c* Gipfeltheil desselben als Saugorgan entwickelt, welches nach und nach das Nährgewebe aufsaugt und dessen Raum endlich einnimmt; *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b' b''* die auf den Cotyledon folgenden Blätter, *b''* wird erstes Laubblatt, dessen gefaltete Lamina bei *B* und *C* im Querschnitt. Nach Sachs.

Wenn auch die Dreigliederigkeit der Blüthenkreise ein hervorstechender Charakterzug der Monocotylen ist, so kommen doch auch nicht wenige Ausnahmen hiervon vor, nicht bloß bei dem einfacheren Blüthenbau der ersten und zweiten Reihe, die wir als die niedrigsten Monocotylen anzusehen haben, sondern auch auf den höheren Stufen, wo bisweilen die nächsten Verwandten von Gattungen mit dreigliederigem Blüthenkreise anderszählige besitzen, wie z. B. unter den Liliaceen Majanthemum mit zweigliederigen, Paris mit viergliederigen Kreisen. Sehr häufig treten die Staubgefäße in zwei Kreisen auf, so dass also die allgemeinste typische Blüthenformel der Monocotylen $Kn\ Cn\ An + n\ Gn$ ist.

Auch in der Gewebebildung sind keine allgemein zutreffenden Merkmale zu finden. Zwar sind bei den meisten Monocotylen die Gefäßbündel im Stamme nicht in einen einfachen Ring geordnet, sondern in dem inneren Grundgewebe zerstreut (I., S. 170), und die Gefäßbündel selbst sind geschlossen (I., S. 174), so dass sie keinen zusammenhängenden fortbildungsfähigen Cambiumring bilden können. Allein es kommen auch mancherlei Abweichungen von diesem Typus vor; sogar nach dem Dicotylentypus, also zu einem markumgebenden Bündelringe können die Fibrovasalstränge geordnet sein, wie bei Tamus und Dioscorea. Manche Wasserpflanzen, besonders aus der Reihe der Helobiae, haben im Stamme nur ein einfaches centrales Gefäßbündel, welches überdies meist in der Gewebebildung sehr reducirt ist (I., S. 192). Auch secundäres Dickenwachsthum kommt bei gewissen Monocotylenstämmen vor, was freilich nicht so wie bei den Dicotylen, sondern durch eine Neubildung von Cambium in der Rinde zu Stande kommt (I., S. 194).

1. Reihe. **Pandanales.** Blüthen in kugeligen oder kolbenähnlichen Blüthenständen, nackt oder mit hochblattartigem Perigon, eingeschlechtig; ♂ mit einem bis zahlreichen Staubblättern, ♀ mit einem bis zahlreichen Fruchtblättern; Samen mit Nährgewebe.

Familie Typhaceae. Kolben oben männlich, unten weiblich; Blüthen nackt; ♂ mit meist 2—5 Staubblättern und Pollentetraden; ♀ mit 1 Fruchtblatt und einer hängenden Samenknospe; Nüsschen oder Caryopse; Samen mit dünnem Perisperm und fleischigem Endosperm. ♃ mit kriechendem Katablast und linealischen Blättern. 12 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Typha.

Familie Pandanaceae. Kolben endständig oder traubig gehäuft; Blüthen nackt; ♂ mit zahlreichen Staubblättern, ♀ mit 1 bis zahlreichen Fruchtblättern; Beeren oder Steinfrüchte zu Sammelfrüchten verbunden; Samen mit viel Nährgewebe. ♄ mit mehrzeiligen parallelnervigen Blättern. 60 Arten in den Tropen. — Pandanus, Freycinetia.

Familie Sparganiaceae. Kugelige Köpfe; Blüthen mit 3—6 blättrigem Perigon, ♂ mit 3—6 Staubblättern, ♀ mit 1—2 Carpellen; Steinfrucht mit mehligem Nährgewebe. ♃ mit linealischen Blättern. 6—8 Arten in der gemäßigten und kalten Zone. — Sparganium.

2. Reihe. **Helobiae.** Wasser- und Sumpfpflanzen. Blüthen meist cyklisch, nackt oder mit homöo- oder heterochlamydeïschem Perigon, hypogyn oder epigyn, zwitterig oder eingeschlechtig, mit 1 bis zahlreichen Staubgefäßen und 1 bis zahlreichen Fruchtblättern. Samen meist ohne Nährgewebe.

Familie Najadaceae. Blüthen eingeschlechtig, nackt oder mit becherförmigem Perigon; ♂ mit einer endständigen Anthere, ♀ mit einem Carpell und einer grundständigen anatropen Samenknospe. Untergetauchte Kräuter mit centralem Gefäßbündel im Stamme. — Najas.

Familie Potamogetonaceae. Blüthen eingeschlechtig oder zwitterig, meist nackt, Staubgefäße und Carpelle 1—4; mit einer hängenden Samenknospe in jedem Fruchtknotenfache. Untergetauchte Kräuter. Gegen 70 Arten in süßem Wasser und Meerwasser. — Potamogeton, Zostera, Zannichellia.

Familie Juncaginaceae (Fig. 591). Blüthen meist zwitterig, mit hochblattartigem Perigon, Blüthenkreise 3—4gliederig, actinomorph; Staubgefäße und Carpelle in je 2 Kreisen; Fruchtknotenfächer mit 1—2 anatropen Samenknospen. Sumpfpflanzen mit schmalen Blättern. 10 Arten. — Triglochin, Scheuchzeria.



Fig. 591. Juncaginaceae (Triglochin).

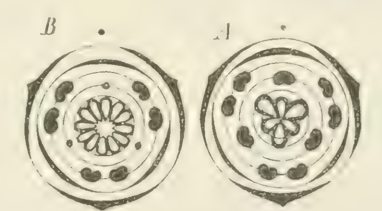


Fig. 592. A Butomus. B Alisma.

Familie Alismaceae (Fig. 592). Blüthen zwitterig, mit 3gliedrigen Kreisen, actinomorph, Blüthenhülle heterochlamydeisch, Staubblätter und Fruchtblätter 6 oder zahlreiche; eine oder zahlreiche anatrope Samenknospen an der Bauchnaht. Milchsaftführende Sumpfpflanzen; etwa 50 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Alisma, Sagittaria.

Familie Butomaceae (Fig. 592). Wie vorher, aber Samenknospen zahlreich an parietaler Placenta (Fig. 537, S. 300). Sumpfpflanzen, 4 Arten in der gemäßigten und tropischen Zone. — Butomus.

Familie Hydrocharitaceae. Blüthen meist eingeschlechtig, mit 3gliederigen Kreisen und heterochlamydeischer Blüthenhülle; Staubgefäße 3 oder mehrmals 3

Fruchtknoten unterständig, mit wandständiger Placenta und zahlreichen Samenknospen. Wasserpflanzen im süßen Wasser oder Meerwasser, etwa 40 Arten. — Stratiotes, Hydrocharis.

3. Reihe. **Glumaceae.** Blüthen nackt, höchstens mit haarförmigem Perigon, sehr klein und unscheinbar, von Hochblättern (Spelzen) bedeckt; Fruchtknoten einfächerig, mit einer Samenknospe. Samen mit reichlichem, stärkehaltigem Nährgewebe (Endosperm).

Familie Gramineae. Blüthen in Aehrchen (Fig. 593 und 594), jede in der Axel einer Deckspelze mit einem der Deckspelze gegenüberstehenden meist zweikieligen Vorblatte (Vorspelze) und meist auch noch mit einem über dem Deckblatte stehenden sehr kleinen, saftreichen, meist bis zum Grunde

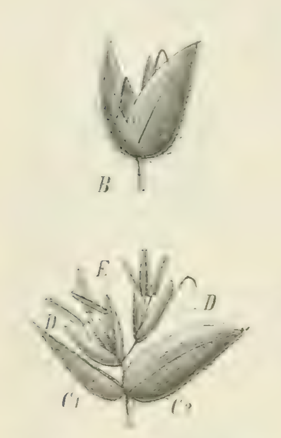


Fig. 593. Holcus lanatus, ein Aehrchen. C_1 C_2 die beiden Hüllspelzen, welche so lang als das zweiblüthige Aehrchen sind. *D* Deck-, *E* Vorspelze jeder Blüthe; die untere Blüthe ist zwitterig, die zweite männlich. In *B* das Aehrchen noch nicht blühend. Nach GRAY.



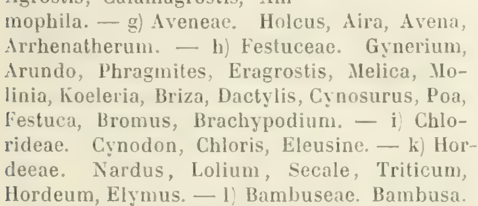
Fig. 594. Bromus mollis. *A* die ganze Inflorescenz, aus vielen gestielten mehrblüthigen Aehrchen bestehend, deren zwei Hüllspelzen kürzer als das Aehrchen sind. *D* + *E* eine Blüthe, von der Hinterseite gesehen, zeigt die mit der Granne versehene Deckspelze und die darauf liegende, zweikielige Vorspelze; zwischen beiden befindet sich die eigentliche Blüthe, von welcher die drei Staubgefäße hervorragen. *F* die zwischen den Spelzen herausgenommene Blüthe von der Vorderseite gesehen mit den zwei vorderen Lodiculae, einem vorderen und zwei seitlichen Staubgefäßen und dem Fruchtknoten mit zwei federförmigen Narben. *K* Frucht von der Vorder-, *K'* von der Hinterseite. Nach NEES.

zweispaltigen zweiten Vorblatte (Schüppchen, Lodiculae), welches durch seine Anschwellung beim Blühen das Oeffnen der beiden Spelzen bewirkt. Jedes Aehrchen hat am Grunde meist noch zwei gegenüberstehende leere spelzenartige Hochblätter (Hüllspelzen). Die Aehrchen sind entweder einblüthig oder mehrblüthig mit zweizeilig angeordneten Blüthen. Blüthen meist zwitterig, selten eingeschlechtig, nackt, mit meist drei Staubblättern und ein bis drei Fruchtblättern (Fig. 595); Fruchtknoten mit einer campylotropen Samenknospe und 1, 2 oder 3 Narben, Caryopse; der Embryo liegt außen an der Vorderseite und Basis dem Endosperm an, sein Cotyledon mit schildförmiger Erweiterung (scutellum), welche als Saugorgan das Endosperm bei der Keimung aussaugt, und in dessen vorderer Höhlung das Knöspchen und das von einem Hüllgewebe (Coleorhiza) umgebene Würzelchen liegen

(Fig. 589, S. 347). ⊙, ♃, selten ♄ mit knotig gegliederten hohlen Stengeln (Halmen) mit alternirend zweizeiligen scheidigen Blättern mit Ligula, und rispen- oder ährenförmigen Inflorescenzen. Etwa 3500 Arten in allen Zonen über die ganze Erde verbreitet. — a) Maydeae. Zea. Coix. — b) Andropogoneae. Andropogon, Saccharum. — c) Paniceae. Panicum, Setaria, Pennisetum. — d) Oryzeae. Zizania, Oryza, Leersia, Lygeum. — e) Phalarideae. Phalaris, Anthoxanthum. — f) Agrostideae. Stipa, Milium, Phleum, Alopecurus, Agrostis, Calamagrostis, Ammophila. — g) Aveneae. Holcus, Aira, Avena, Arrhenatherum. — h) Festuceae. Gynerium, Arundo, Phragmites, Eragrostis, Melica, Molinia, Koeleria, Briza, Dactylis, Cynosurus, Poa, Festuca, Bromus, Brachypodium. — i) Chlorideae. Cynodon, Chloris, Eleusine. — k) Hordeeae. Nardus, Lolium, Secale, Triticum, Hordeum, Elymus. — l) Bambuseae. Bambusa.



Fig. 595. Gramineen: *A* von Bambusa. *B* der meisten Gramineen, *C* von Nardus.



Familie Cyperaceae (Fig. 596, 597). Blüthen mit einfachen Deckblättern, in Aehrchen, zwitterig oder eingeschlechtig, nackt, seltner mit haarförmigem Perigon, meist 3 Staubblättern und 2—3 Carpellen, welche einen einfächerigen Fruchtknoten mit einer grundständigen anatropen Samenknospe bilden. Nuss; Embryo ganz vom Endosperm umschlossen. Meist ♃ mit scharf dreikantigen nicht knotig gegliederten Stengeln und alternirend dreizeiligen Blättern mit geschlossenen Scheiden. 2200 Arten von der warmen bis zur kalten Zone. — a) Scirpoideae. Cyperus, Eriophorum, Scirpus, Heleocharis. — b) Caricoideae. Schoenus, Rhynchospora, Carex.

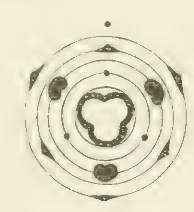

Fig. 597. Scirpus.



Fig. 596. Carex intermedia. *1* die ganze Pflanze, verkleinert, mit dem in *2* vergrösserten dreikantigen Halm; *3* die aus den Aehrchen zusammengesetzte Aehre; *4* ♂ Blüthe mit der Deckspelze, hinter welcher die drei Staubgefäße stehen; *5* ♀ Blüthe, ebenfalls hinter ihrer Deckspelze; *6* die ♀ Blüthe im Längsschnitt, eine schlauchförmige Vorspelze (Schlauch, utriculus) umgiebt den Fruchtknoten, dessen zwei Narben oben aus dem Schlauche hervorragen; *7* die Frucht, von dem stehengebliebenen, oben zweispaltigen Schlauch umhüllt; *8* im Querschnitt.

4. Reihe. **Principes.** Blüthen meist mit dreigliederigen Kreisen und actinomorph, mit homöochlamydeïschem Perigon, 6 Staubblättern und 3 Fruchtblättern, welche einen dreifächerigen oder durch Fehlschlagen einfächerigen, oberständigen Fruchtknoten mit je einer Samenknospe in jedem Fache bilden; meist durch Fehlschlagen eingeschlechtig. Beere oder Steinfrucht, Samen mit reichlichem horn- oder elfenbeinartigem Endosperm.

Familie Palmae. Stammbildende, oft baumartige Pflanzen mit großen hand- oder fiedernervigen Blättern und axelständigen, von scheidigen Hochblättern umschlossenen Blüthen-

standen. Ungefähr 1000 Arten in der heißen Zone. — Mauritia, Raphia, Metroxylon, Calamus, Arenga, Ceroxylon, Areca, Elaeis, Cocos, Phytelephas.

5. Reihe. **Synanthae.** Blüthen eingeschlechtig, ♂ und ♀ die Oberfläche eines saftigen Kolbens bedeckend, meist nackt; 6 bis zahlreiche Staubblätter; 2 oder 4 Carpelle mit 2 oder 4 Placenten, an welchen zahlreiche Samenknospen stehen. Beerenartige Sammelfrucht mit zahlreichen Samen in den einzelnen Beeren.

Familie Cyclanthaceae. Palmenartige Pflanzen, 44 Arten im tropischen Amerika. — Carludovica, Cyclanthus.

6. Reihe. **Spathiflorae.** Blüthen mit 2—3gliederigen Kreisen, mit homöochlamydeïschem Perigon oder nackt, zwitterig oder eingeschlechtig, oft reducirt auf 1 Staubblatt oder 1 Fruchtblatt, auf einem Kolben ohne Deckblätter, der von einem großen Hochblatt (Spatha) umschlossen ist (Fig. 503, S. 278).

Familie Araceae. Kolben vielblüthig; Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, mit oder ohne Perigon. Meist große ♃ mit mannigfaltig gestalteten Blättern. Ungefähr 600 Arten; meist in den Tropen. — Anthurium, Acorus, Calla, Dracontium, Amorphophallus, Philodendron, Colocasia, Caladium, Arum, Pistia.

Familie Lemnaceae. Wenigblüthige Inflorescenzen, Blüthen einhäusig, nackt, mit einem Staubblatt und einem Fruchtblatt. Schwimmende Wasserpflänzchen mit nicht in Blätter differenzirtem Stamme (Fig. 476, S. 258). Wenige Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Lemna, Wolffia.

7. Reihe. **Farinosae.** Blüthen mit 3- oder 2gliederigen Kreisen, mit homöochlamydeïscher oder heterochlamydeïscher Blüthenhülle, nach dem Typus $P\ 3 + 3$, $A\ 3 + 3$, $G\ (3)$. Samenknospen orthotrop oder anatrop. Samen mit mehligem Nährgewebe.

Familie Restionaceae. Blüthen meist eingeschlechtig, zweihäusig, Perigon hochblattartig, Staubgefäße 3, Fruchtknoten 3- oder 1fächerig, mit einer orthotropen hängenden Samenknospe in jedem Fache. Kapsel oder Nuss. Meist ♃. Xerophyten und Sumpfpflanzen, 235 Arten auf der südlichen Halbkugel. — Restio.

Familie Centrolepidaceae. 30 Arten auf der südlichen Halbkugel.

Familie Xyridaceae. 50 Arten in den warmen Zonen.

Familie Eriocaulaceae. Blüthen eingeschlechtig oder zwitterig, mit trockenhäutigem Perigon, meist 6 Staubgefäßen und einer orthotropen hängenden Samenknospe in jedem Fache des 2—3fächerigen Fruchtknotens. Fachspaltige Kapsel. Meist ♃ mit langen linealischen Blättern. 340 Arten in der warmen Zone. — Eriocaulon.

Familie Rapateaceae. 20 Arten im tropischen Amerika.

Familie Bromeliaceae. Blüthen meist zwitterig, mit heterochlamydeïscher Blüthenhülle, sechs Staubgefäßen; Fruchtknoten dreifächerig, mit zahlreichen anatropen Samenknospen; Beere oder Kapsel. Epiphyten oder baumartige Pflanzen mit breitscheidigen Blättern und Aehren oder Rispen mit oft schön gefärbten Hochblättern. Etwa 400 Arten im tropischen Amerika. — Tillandsia, Ananas.

Familie Commelinaceae. Blüthen zwitterig, mit heterochlamydeïscher Blüthenhülle, sechs oder weniger Staubblättern, Fruchtknoten drei- oder zweifächerig mit je einigen orthotropen Samenknospen. Kapsel. ♃ mit knotigem Stengel und scheidigen Laubblättern. 300 Arten meist in der warmen Zone. — Tradescantia, Commelina.

Familie Pontederiaceae. Blüthen zwitterig, zygomorph, mit corollinischem, gamophyllem Perigon mit langer Röhre, sechs oder weniger Staubblättern, drei- oder einfächerigem Fruchtknoten. Kapsel oder Schließfrucht. Wasserpflanzen. Etwa 24 Arten in der warmen Zone.

8. Reihe. **Liliiflorae.** Wie vorher, aber die Samen mit fleischigem oder knorpeligem Nährgewebe; Samenknospen anatrop.

Familie Juncaceae. Blüthen zwitterig, mit hochblattartigem Perigon (Fig. 569 S. 323); Fruchtknoten dreifächerig mit je einer oder zahlreichen Samenknospen im Innenwinkel. Kapsel fachspaltig. Meist ♃ mit schmalen grasartigen Blättern. Etwa 250 Arten in den gemäßigten und kalten Zonen. — Juncus, Luzula.

Familie Liliaceae. Blüthen zwitterig, mit meist corollinischer homöochlamydeïscher Blüthenhülle; Fruchtknoten meist oberständig, dreifächerig mit innenwinkelständigen Samenknospen. Septicide oder loculicide Kapsel oder Beere. ♃ und ♄ von sehr verschiedener Tracht. Etwa 2600 Arten von der warmen bis zur kalten Zone. — a. Melanthioideae. Tofieldia, Narthecium, Veratrum, Colchicum. — b. Asphodeloideae. Asphodelus, Anthericum, Hemerocallis, Phormium, Aloë, Xanthorrhoea. — c. Allioideae. Agapanthus, Gagea, Allium. — d. Lilioideae. Lilium, Fritillaria, Tulipa, Scilla, Ornithogalum, Hyacinthus, Muscari, Yucca, Dracaena, — e. Asparagoideae. Asparagus, Ruscus, Majanthemum, Polygonatum, Convallaria, Paris. — f. Smilacoideae. Smilax.

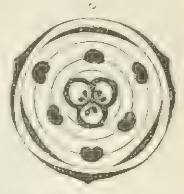
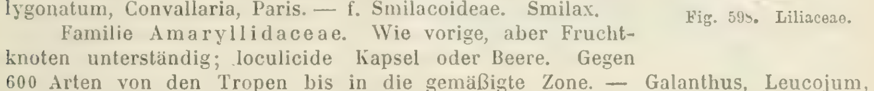


Fig. 598. Liliaceae.



Familie Amaryllidaceae. Wie vorige, aber Fruchtknoten unterständig; loculicide Kapsel oder Beere. Gegen 600 Arten von den Tropen bis in die gemäßigte Zone. — Galanthus, Leucojum, Amaryllis, Narcissus, Agave, Fourcroya.

Familie Taccaceae. Fruchtknoten unterständig, einfächerig, mit zahlreichen Samenknospen an wandständigen Placenten; Kapsel oder Beere. ♃ mit stärkereichen Knollen. 9 tropische Arten. — Tacca.

Familie Dioscoreaceae. Blüthen zwitterig, häufiger eingeschlechtig, mit hochblattartigem Perigon und unterständigem drei- oder einfächerigem Fruchtknoten mit je zwei anatropen Samenknospen an innenwinkelständiger oder wandständiger Placenta; Kapsel oder Beere. Kletternde oder schlingende ♃ mit stärkereichen Knollen. 170 meist tropische Arten. — Dioscorea, Tamus.

Familie Iridaceae (Fig. 599). Blüthen zwitterig, actinomorph oder zygomorph, mit meist corollinischem Perigon, nur drei Staubgefäße des äußeren Kreises, mit extrorsen Antheren; Fruchtknoten meist dreifächerig mit anatropen innenwinkelständigen Samenknospen; Griffel oft blattartig; loculicide Kapsel. ♃ mit linealischen, meist reitenden Blättern. Ungefähr 700 Arten, vorwiegend in Südafrika. — Crocus, Iris, Gladiolus.

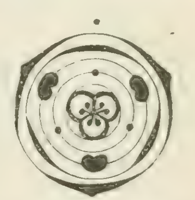


Fig. 599. Iridaceae.

9. Reihe. **Scitamineae.** Blüthen mit dreigliedrigen Kreisen, meist zygomorph, Blüthenhülle homöochlamydeïsch, corollinisch, oder heterochlamydeïsch, Andröceum typisch 2×3, aber meist mit bedeutender Reduction bis auf ein Staubgefäß, Fruchtknoten unterständig, meist dreifächerig, mit großen Samen, mit Arillus und aus Endosperm und Perisperm bestehendem Nährgewebe.

Familie Musaceae (Fig. 600). Blüthenhülle corollinisch, meist fünf fertile Staubgefäße, das sechste als Staminodium. Große ♃ mit großen länglichen, fiedernervigen Blättern. Gegen 40 Arten in der heißen Zone. — Musa.



Fig. 600. Musaceae.

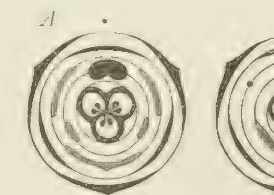


Fig. 601. *A* Hedychium. *B* Alpinia.

Familie Zingiberaceae (Fig. 601). Blüthenhülle meist heterochlamydeïsch, nur ein Staubblatt des innern Kreises fertil, die anderen theils petaloid, theils fehlschlagend; Griffel sehr dünn, in einer Rinne des fruchtbaren Staubgefäßes liegend.

♃ mit Knollen. 300 Arten in den Tropen Asiens und Afrikas. — Curcuma, Kämpferia, Alpinia, Zingiber, Amomum, Elettaria.



Fig. 602. Cannaceae.

Familie **Cannaceae** (Fig. 602). Blüthenhülle heterochlamydeïsch; ein bis fünf Staubgefäße, aber nur das eine innere zur Hälfte fertil, zur Hälfte petaloid, die andern ganz petaloid; Griffel dick; Fruchtknotenfächer mehrsamig; ♃ mit großen fiedernervigen Blättern. 60 Arten im tropischen Amerika. — Canna.

Familie **Marantaceae**. Blüthenhülle heterochlamydeïsch; vier bis fünf Staubgefäße, aber nur das eine innere zur Hälfte petaloid, die übrigen ganz petaloid, das eine innere kapuzenförmig; Griffel dick; Fruchtknotenfächer einsamig. ♃. Blätter fiedernervig, durch ein Gelenk mit dem Blattstiel verbunden. Ungefähr 100 tropische Arten. — Maranta.

10. Reihe. **Microspermae.** Wie vorige Reihe, aber die zahlreichen Samen sehr klein und meist ohne Nährgewebe und mit ungegliedertem kleinem rundlichem Embryo.

Familie **Burmanniaceae**. Perigonblätter meist gamophyll, die drei inneren meist kleiner; Staubgefäße sechs oder nur die drei des inneren Kreises; Fruchtknoten unterständig mit drei wandständigen oder innenwinkelständigen Placenten. Samen mit Nährgewebe. Etwa 60 Arten meist in den Tropen. — Burmannia.

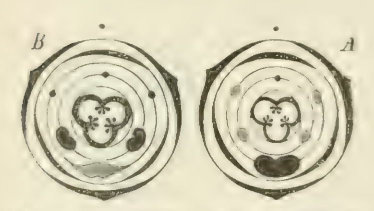


Fig. 603. Orchidaceen. Die Punkte bedeuten vollständig fehlende, die schraffirten Stellen angelegte, dann abortirte oder als Staminodien ausgebildete Stamina. *A* die gewöhnliche Form, *B* von Cypripedium. Nach Sachs.

Familie **Orchidaceae** (Fig. 603). Blüthen zygomorph (Fig. 524, S. 292; Fig. 544, S. 304), durch Drehung des unterständigen Fruchtknotens oder Krümmung des Blüthenstieles umgedreht; von den Staubblättern meist nur das unpaare des äußeren Kreises allein entwickelt; Pollen in Tetraden oder Pollinien (Fig. 536 S. 299 und Fig. 572 S. 327). Fruchtknoten unterständig mit zahlreichen Samenknospen an drei wandständigen Placenten. Narbe mit dem Staubgefäß zu einer Säule verwachsen; Kapsel; Samen ohne Nährgewebe. ♃ von verschiedenem Habitus. Etwa 5000 Arten von den Tropen bis in die gemäßigte Zone. — a. Diandrae. Apostasia, Cypripedium. — b. Monandrae. Ophrys, Orchis, Gymnadenia, Platanthera, Vanilla, Cephalanthera, Epipactis, Epipogon, Spiranthes, Listera, Neottia, Goodyera, Microstylis, Liparis, Corallorhiza, Epidendrum, Dendrobium, Maxillaria, Odontoglossum, Oncidium.

Literatur. Eichler, Blüthendiagramme. Leipzig 1875—78. — Syilabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. 2. Aufl. Berlin 1880. — Klebs, Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. aus d. botan. Inst. Tübingen I. pag. 536. — Ebeling, Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora 1885. pag. 179. — Pfitzer, Früchte, Keimung und Jugendzustände einiger Palmen. Berichte d. deutsch. botan. Ges. III. pag. 32. — Tschirch, Saugorgane der Scitamineen-Samen. Sitzungsber. d. Berliner Acad. 1890. pag. 131. — Engler, Syilabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Berlin 1892. — Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig seit 1887.

§ 173. 2. Klasse. **Dicotyledoneae.** Embryo mit zwei gegenständigen Cotyledonen; Stamm mit auf dem Querschnitt meist in einen einfachen, Rinde und Mark trennende Ring angeordneten und offenen Fibrovasalsträngen (I., S. 173).

Bei der großen Mannigfaltigkeit der Dicotyledonen liegt in den Gestaltsverhältnissen des Embryo das einzige Merkmal, welches den Dicotylen eigenthümlich ist und wenigstens fast allgemein zutrifft. Die Keimaxe trägt hier zwei opponirte, im Allgemeinen einander gleiche Cotyledonen; zwischen diesen endigt die Keimaxe als nackter Vegetationspunkt oder ist auch schon zu einer kleinen mehrblätterigen Knospe, der Plumula entwickelt, letzteres z. B. bei vielen Leguminosen, Quercus etc. Die beiden Cotyledonen bilden oft die weit überwiegende Masse des reifen Embryo, so dass die Axe und die das Hinterende der letzteren bildende Radicula nur als kleiner zapfenförmiger Körper zwischen ihnen erscheinen. Dann hat der Same kein Nährgewebe und die Reservestoffe sind in dem Gewebe der beiden dicken fleischigen Körper, zu welchen die Cotyledonen anschwellen, enthalten (Aesculus, Castanea, Quercus, Amygdalus, die meisten Leguminosen); beim Keimen bleiben dann gewöhnlich die beiden Cotyledonen im Samen eingeschlossen (Fig. 604) und gehen, nachdem sie ausgesogen sind, zu Grunde, die Radicula wächst nach unten und nur die Plumula wächst über die Erde hervor (Keimung mit hypogäen Cotyledonen). Gewöhnlicher aber sind die Cotyledonen dünn, blattartig und breiten sich als grüne Blätter über der Erde aus; es geschieht dies, indem das zwischen der Radicula und der Insertionsstelle der Cotyledonen befindliche Stück der Keimaxe, das sogenannte hypocotyle Glied, sich beträchtlich in die Länge streckt unter kräftiger negativ geotropischer Bewegungsfähigkeit; auf diese Weise wird der Same über die Erde emporgehoben (Fig. 605), die Anfangs darin eingeschlossenen Cotyledonen streifen die Samenschale ab und entfalten sich am Lichte (Keimung mit epigäen Cotyledonen). In diesem Falle fungiren die Cotyledonen wegen ihres Chlorophyllgehaltes als die ersten Assimilationsorgane des Keimpflänzchens; sie sind jedoch dabei gestaltlich von den später erscheinenden eigentlichen Laubblättern immer auffallend unterschieden, nämlich meist von geringerer Größe und einfacherer Gestalt, meist linealisch bis eirund oder herzförmig, ungetheilt, jedoch z. B. bei Tilia gelappt; auch bei Pflanzen mit zusammengesetzten Blättern, wie bei Leguminosen, haben die grünen blattartigen Cotyledonen einfache Form. Umgekehrt kommen bei Pflanzen, deren

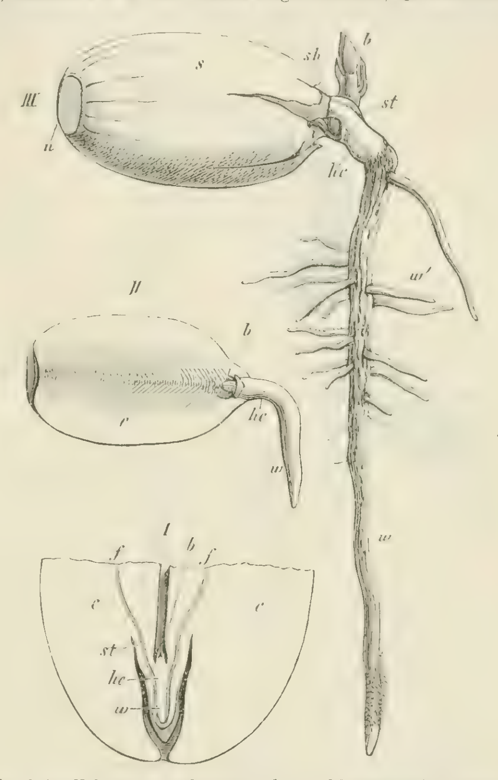


Fig. 604. Keimung von Quercus robur. *I* Längsschnitt des Embryo, von welchem die oberen Hälften beider Cotyledonen *c c* weggenommen sind; das hypocotyle Glied *hc* sammt Hauptwurzel *w* und Plumula *b* ist zwischen die Basaltheile der dicken Cotyledonen eingeschlossen; *st* Stiele der letzteren. *II* beginnende Keimung; Fruchtschale und ein Cotyledon sind entfernt, das hypocotyle Glied *hc* und die Wurzel *w* haben sich verlängert. *III* weiter fortgeschrittene Keimung, wo die Plumula *b* aus der Samenschale *sh* und der Fruchtschale *s* durch Streckung der Cotyledonarstiele *st* hervorgetreten ist; *w* Hauptwurzel, *w'* deren Nebenwurzeln. Nach Goebel.

Stengel reducirte Blattbildungen haben, die Cotyledonen in der gewöhnlichen grünen Blattform zur Entwickelung, wie bei den Cactaceen. Im Samen liegen die blattförmigen Cotyledonen entweder flach aufeinander oder sind verschiedenartig gefaltet (z. B. bei vielen Cruciferen) oder knitterig hin- und hergebogen (wie bei Convolvulus, Fig. 606, und Acer). Bei diesen mit blattartigen epigäen Cotyledonen keimenden Dicotylen sind nun noch zwei Typen zu unterscheiden. Entweder besitzen auch solche Samen kein Nährgewebe und es sind wiederum die Cotyledonen,

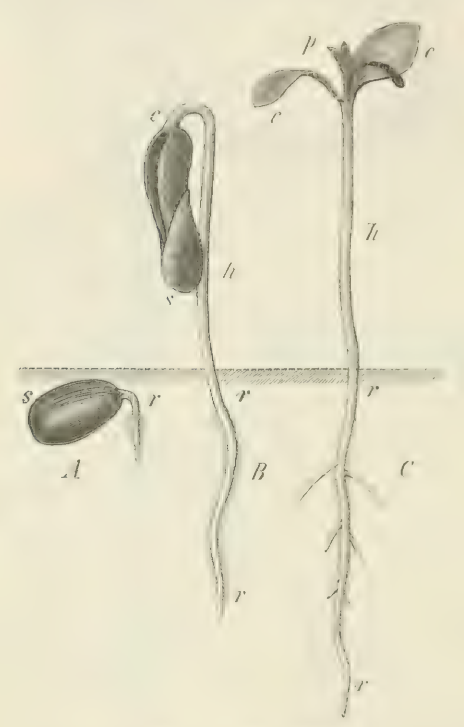


Fig. 605. Keimung von Linum usitatissimum. *A* die Radicula tritt aus dem Samen hervor. *B* die Radicula hat sich zur Hauptwurzel *r*—*r* entwickelt; durch Streckung des hypocotylen Gliedes *h* ist der Same über den Erdboden erhoben worden, wo die Cotyledonen *c* soeben den Samen *s* abstreifen. *C* etwas späterer Zustand, mit derselben Bezeichnung; die Cotyledonen haben sich als zwei grüne Blätter *cc* ausgebreitet, dazwischen die Plumula *p*, ihre ersten Laubblätter bildend.

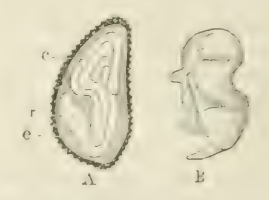


Fig. 606. Same von Convolvulus; *A* im Längsschnitt, *e* Endosperm, *r* Radicula, *c* gefaltete Cotyledonen des Embryo, der in *B* im Ganzen aus dem Samen herausgenommen dargestellt ist.

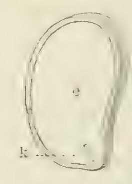


Fig. 607. Same von Ampelopsis hederacea, im Längsschnitt; *k* der kleine Embryo im Grunde des Endosperms *e*.

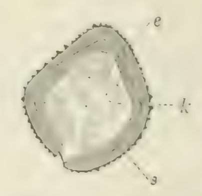


Fig. 608. Same von Agrostemma Githago, im Längsschnitt; *s* Samenschale, *k* der Embryo, welcher um das Nährgewebe *e* herum gekrümmt liegt.

welche die Reservenährstoffe enthalten. In diesem Falle zeigen die Cotyledonen einen Functionswechsel; anfangs Behälter von Reservestoffen, gehen sie, nachdem sie dieselben an die Keimpflanze abgegeben haben, nicht zu Grunde, sondern haben ihr Gewebe inzwischen zu einem Mesophyll mit Chlorophyllkörpern umgebildet und sind nun noch längere Zeit als Assimilationsorgane thätig. Für diesen Fall sind als Beispiele die Cruciferen, Compositen, Cucurbitaceen, Acer, Fagus zu nennen. Noch häufiger ist der andere Fall, wo der Same Nährgewebe enthält; dann ist der Embryo im Samen meist ziemlich klein und auch seine Cotyledonen zunächst oft noch unbedeutend entwickelt; er liegt im Innern oder an der Basis des Nährgewebes eingeschlossen (Fig. 607) oder ist peripherisch um dasselbe gekrümmt (Caryophyllaceen, Fig. 608, Solanaceen). Ein besonderes Saugorgan zum Aussaugen des Nährgewebes

wie bei den Monocotylen, hat aber auch dann der Embryo in der Regel nicht; es bleiben hier bei der Keimung die Cotyledonen einfach so lange in dem Samen stecken, bis sie, wahrscheinlich mit ihrer ganzen Oberfläche, das Nährgewebe ausgesogen haben; dann streifen sie die leere Samenschale ab, ergrünen und breiten sich als blattförmige Cotyledonen aus. So verhalten sich viele Dicotylen; die Reihen Polygonales, Centrospermae, die Familien Ranunculaceen, Papaveraceen, Umbelliferen, Primulaceen, Solanaceen sind Beispiele hierfür. Zwischen den hier geschilderten Keimungsarten kommen manche Uebergänge vor, besonders insofern als, wenn der Embryo die Hauptmenge der Reservenährstoffe enthält, auch noch ein dünnes Nährgewebe um denselben vorhanden sein kann. Aber es kommen auch Abweichungen in der Embryobildung vor, durch welche der eigentliche dicotyle Charakter des Embryo verschwindet. Bei Trapa bleibt von den beiden Cotyledonen der eine viel kleiner als der andere, und es finden sich selbst einzelne Fälle, wo überhaupt nur ein Cotyledonarblatt vorkommt; so bei Ranunculus Ficaria und Carum Bulbocastanum. Ja es kommen wie bei den Monocotylen so auch hier Pflanzen mit ungegliederten Embryonen vor, was besonders bei chlorophyllfreien Parasiten und Humusbewohnern der Fall ist. So ist bei Monotropa der Embryo ein kleiner, fünf- bis neunzelliger rundlicher Gewebekörper; von der gleichen Form, nur etwas mehrzelliger ist er bei Pyrola, bei den Orobanchen, Balanophoren, Rafflesiaceen etc.; bei Cuscuta ist er lang gestreckt, hat eine, jedoch wurzelhaubenlose Radicula, aber keine Cotyledonen.

Bei vielen Dicotylen entwickelt sich die Radicula des Embryo zu einer kräftigen, in absteigender Richtung wachsenden Haupt- oder Pfahlwurzel, aus welcher dann die Seitenwurzeln in acropetaler Folge hervortreten (Fig. 261, S. 39), wobei dann auch dieses Wurzelsystem nachträgliches Dickenwachsthum zeigt, wenn solches dem Stamm eigen ist, wie bei den dicotylen Holzpflanzen. Allein sehr oft, besonders bei den Stauden mit sympodialem Katablast, stirbt die Hauptwurzel frühzeitig ab und die Bewurzelung wird nur durch stetig sich erneuernde Nebenwurzeln, die aus dem unterirdischen Stocke entspringen, gebildet (Fig. 489—491, S. 266—267), so dass also sehr ähnliche Verhältnisse wie bei Monocotylen sich ergeben.

In den Gestaltungsverhältnissen der Blätter herrschen hier die größten Mannigfaltigkeiten, so dass aus ihnen keine allgemein zutreffenden Kennzeichen zu gewinnen sind. Die bei den Monocotylen so hoch entwickelte Scheidenbildung des Blattes kommt hier allerdings viel beschränkter vor, z. B. bei den Umbelliferen; häufiger wird dafür durch Nebenblattbildungen (S. 260) der Schutz der Knospe erzielt. Die Lamina der Laubblätter erreicht zwar hier durch ihre Verzweigungen die höchst entwickelten Formen, allein mindestens ebenso häufig treten auch einfachere Formen wie bei den Monocotylen auf. Eine so ausgeprägte parallele Nervatur der Blätter, wie bei den Monocotylen, ist hier allerdings sehr selten, während vielmehr hand- oder fiederförmige Berippung die Regel bildet. Allein sehr oft treten auch sehr einfache Nervaturverhältnisse auf, namentlich bei sehr schmalen Blattformen mit einem einfachen Mittelnerv. Ja es kommen gerade unter den Dicotylen ganze Familien vor, wo wegen parasitischer oder saprophyter Lebensweise die Laubblätter auf chlorophylllose schuppenförmige Bildungen zurückgegangen sind, oder wo sogar der ganze vegetative Körper auf myceliumähnliche Stränge reducirt ist (Balanophoraceen, Rafflesiaceen [Fig. 479, S. 258], Hydnoraceen, Orobanchaceen, Cuscuta, Monotropa). Nicht minder mannigfaltig sind die Blattstellungsverhältnisse. Die Axelsprosse beginnen hier gewöhnlich mit einem Paar opponirter oder verschieden hoch entspringender Blätter, die rechts und links von der Mediane des Tragblattes stehen.

Der Blüthenbau endlich gestattet wegen seiner überschwenglichen Mannigfaltigkeit erst recht keine allgemein zutreffende Charakteristik. Zwar sind Blüthen mit typisch fünfgliederigen Kreisen (wenigstens in der Blüthenhülle und im Androeceum) für die überwiegende Mehrzahl der Dicotylenfamilien zutreffend. Allein vielfach herrschen auch andere Zahlen, und selbst Blüthen mit dreigliederigen Kreisen kommen bei Dicotylen vor (Menispermaceen, Myristicaceen, Lauraceen, Berberis, Asarum, Rheum), auch die Zweizahl wird nicht vermisst, und außerdem kommen hier auch Blüthen vor, die überhaupt acyklisch (S. 315) sind. Recht häufig ist auch bei den

Dicotylen eine heterochlamydeïsche Blüthenhülle, wo der äußere Kreis als Kelch, der innere als Blume ausgebildet ist. Allein es sind andererseits auch nackte Blüthen und solche mit homöochlamydeïscher Hülle bei vielen dicotylen Familien zu finden.

Bezüglich der Gewebebildung liefern die Fibrovasalstränge insofern ein gutes Merkmal, als sie bei sehr vielen Dicotylen dem Stamme und den Blättern gemeinsame Stränge (Blattspurstränge) darstellen, welche im Stamme in einen Mark und Rinde trennenden Ring sich anordnen und zugleich offene Fibrovasalstränge sind, d. h. ihr Cambium zu einem geschlossenen Cambiumringe verbinden, auf dessen Anwesenheit das hier so häufige secundäre Dickenwachsthum des Stammes beruht — Verhältnisse, welche I., S. 195 eingehend beschrieben worden sind. Aber davon giebt es zahlreiche Ausnahmen: auch hier kommen Wasserpflanzen vor mit einem einzigen, centralen, stammeigenen Fibrovasalstrange; bei manchen Dicotylen sind die Blattspuren im Stamme zu einem unregelmäßig verästelten Bündelnetz verbunden; wieder bei anderen treten außer den zum Ring geordneten auch noch rindenständige Stränge oder im Mark zerstreut stehende stammeigene Bündel auf; und bezüglich des secundären Dickenwachsthumes sind die Lianenstämme durch ihre Anomalien auffallend (über alle diese Verhältnisse ist I., S. 170, 192, 201 zu vergleichen).

1. Reihengruppe. **Archichlamydeae** (Choripetalae und Apetalae der früheren Systeme). Blüthenhülle entweder ganz fehlend oder einfach, dabei entweder hochblattartig oder petaloid, oder doppelt, wobei sie entweder homöochlamydeïsch ist oder die innere, die dann aber stets getrenntblätterig ist, petaloid (als Blumenkronblätter) erscheint. Umfasst die Reihen 1—24.

1. Reihe. **Verticillatae.** Blüthen eingeschlechtig, monöcisch, ♂ mit 2 Perigonblättern und 1 Staubgefäß; ♀ nackt mit 2 Carpellen, Fruchtknoten mit einem fertilen Fache; eigenthümliche Befruchtung (S. 336). Schließfrüchtchen. ♄ von schachtelhalmartigem Habitus mit ♂ Kätzchen und ♀ Köpfchen.

Familie Casuarinaceae. 20 Arten meist in Australien. — Casuarina.

2. Reihe. **Piperales.** Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, nackt oder mit homöochlamydeïscher Hülle, Staubblätter 1—10; Carpelle 1—4, frei oder vereint. Blüthen sehr klein, in Aehren; Samen meist mit Endosperm und Perisperm.

Familie Saururaceae. Blüthen nackt, zwitterig; Carpelle 3—4, mit mehreren bis zahlreichen Samenknospen an wandständiger Placenta. Wenige Arten in Nordamerika und Ostasien.

Familie Piperaceae. Blüthen nackt, zwitterig oder eingeschlechtig; Fruchtknoten einfächerig mit einer grundständigen, orthotropen Samenknospe. ♃ und ♄ mit alternirenden Blättern. Etwa 1000 Arten; meist tropisch. — Piper, Peperomia.

Familie Chloranthaceae. Blüthen nackt oder mit hochblattartigem Perigon, Fruchtknoten mit einer hängenden Samenknospe. ♃ und ♄ mit gegenständigen Blättern. Wenige Arten in den Tropen.

3. Reihe. **Juglandales.** Blüthen eingeschlechtig, monöcisch, nackt oder mit einfachem Perigon, in kätzchenartigen Aehren; ♂ mit 2—40 Staubgefäßen, ♀: einfächeriger Fruchtknoten mit einer meist grundständigen orthotropen Samenknospe. Steinfrucht; Samen ohne Nährgewebe. Blätter ohne Nebenblätter.

Familie Juglandaceae. Blüthen nackt oder mit Perigon; ♂ mit 3—40 Staubgefäßen, ♀ mit Perigon auf dem unterständigen Fruchtknoten, mit 2 Narben. Steinfrucht. ♄ mit wechselständigen meist gefiederten Blättern, in der nördl. gemäßigten Zone, wenige im tropischen Asien. — Juglans, Pterocarya, Carya.

Familie Myricaceae. Blüthen nackt, nur mit Vorblatt; ♂ mit 2—16, meist 4 Staubgefäßen; ♀ mit einfächerigem Fruchtknoten und 2 Narben. Steinfrucht mit Wachsausscheidung. ♄ mit meist einfachen Blättern. 40 Arten in der subtropischen und nördlichen gemäßigten Zone. — Myrica.

4. Reihe. **Salicales.** Blüthen eingeschlechtig, diöcisch, nackt, mit becherförmigem oder auf eine einzelne honigabscheidende Schuppe reducirtem Discus, in Kätzchen.

♂ mit 2 bis zahlreichen Staubblättern; ♀: Fruchtknoten einfächerig mit zahlreichen anatropen Samenknospen an 2 wandständigen Placenten; Kapsel; Samen mit Haarschopf, ohne Nährgewebe. ♄ mit wechselständigen meist ganzen Blättern mit Nebenblättern.

Familie Salicaceae. 178 Arten meist in der nördlichen gemäßigten Zone. — Salix, Populus.

5. Reihe. **Fagales.** Blüthen eingeschlechtig, monöcisch, meist mit einfachem Perigon, in Kätzchen; Staubgefäße meist vor den Perigonblättern; Fruchtknoten unterständig, meist 2- oder 3fächerig, mit 1—2 hängenden anatropen Samenknospen im Fache; Nüsschen mit nur 1 Samen ohne Nährgewebe.

Familie Betulaceae. Blüthen nackt oder mit einfachem Perigon; ♂ dem Tragblatte aufgewachsen, mit 2—10 Staubblättern mit meist zweitheiligen Antheren; ♀: Fruchtknoten mit 2 Griffeln, 2fächerig; Samenknospen mit einem Integument; Vorblatt der ♀ Blüthe mit dem Tragblatt verwachsen oder eine Hülle bildend (Fig. 510 u. 511 S. 284). ♄ mit ungetheilten Blättern ohne Nebenblätter, mit ectotrophen Mykorhizen (I., S. 260). 79 Arten meist in der nördl. gemäßigten Zone. — Carpinus, Ostrya, Corylus, Betula, Alnus.

Familie Fagaceae (Cupuliferae). Blüthen mit 4—7 hochblattartigen Perigonblättern; ♂ mit 4 bis zahlreichen Staubgefäßen; ♀ mit meist 3fächerigem Fruchtknoten, 3 Griffeln, Samenknospen mit 2 Integumenten; ♀ Blüthe und Frucht einzeln oder gruppenweise mit einer becherförmigen Axenwucherung (Cupula) umgeben. ♄ mit ungetheilten bis tief fiederspaltigen Blättern mit Nebenblättern und mit ectotrophen Mykorhizen (I., S. 260). Ungefähr 350 Arten in der gemäßigten und tropischen Zone. — Fagus, Castanea, Quercus.

6. Reihe. **Urticales.** Blüthen meist mit einfachem 2- bis 5blättrigem Perigon, Staubblätter vor den Perigonblättern, Fruchtknoten oberständig, einfächerig, mit 1 Samenknospe; Nüsschen; Blüthen meist in cymösen Inflorescenzen.

Familie Ulmaceae. Blüthen meist zwitterig, meist 4—5 Perigonblätter und ebensoviel Staubgefäße; Fruchtknoten mit 2 Griffeln und einer hängenden, anatropen Samenknospe; Nuss oder Steinfrucht, Samen meist ohne Nährgewebe. ♄ mit einfachen, zweizeiligen Blättern mit Nebenblättern. 76 Arten in der gemäßigten und tropischen Zone. — Ulmus, Celtis.

Familie Moraceae. Blüthen eingeschlechtig, mit meist 4 bleibenden, oft fleischig werdenden Perigonblättern und ebensoviel Staubblättern; Fruchtknoten mit 2 oder 1 Griffel und einer meist hängenden Samenknospe; Nuss oder Steinfrucht, Samen mit oder ohne Nährgewebe; Embryo gekrümmt. Meist ♄, wenige ♃ oder ⊙ mit Nebenblättern und Milchsaftschläuchen; Inflorescenzen köpfchen- oder ährenförmig oder in scheiben- oder becherförmigen Axen (Fig. 505 S. 279). 700—800 Arten. — a) Moroideae. Morus, Maclura, Broussonetia, Dorstenia. — b) Artocarpoideae. Artocarpus, Antiaris, Brosimum, Ficus. — c) Cannaboideae. Humulus, Cannabis.

Familie Urticaceae. Blüthen meist eingeschlechtig, meist 4—5 Perigonblätter und ebensoviel Staubgefäße; Fruchtknoten mit 1 Griffel und 1 grundständigen, orthotropen Samenknospe; Nuss oder Steinfrucht; Samen mit Nährgewebe und geradem Embryo. Meist ♃ oder ⊙ mit gegen- oder wechselständigen Blättern mit Nebenblättern. Gegen 200 Arten in der gemäßigten und tropischen Zone. — Urtica, Böhmeria, Parietaria.

7. Reihe. **Proteales.** Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, actinomorph oder zygomorph. Perigonblätter meist 2×2, petaloid, Staubgefäße ebensoviel, vor denselben und meist denselben angewachsen (Fig. 523, S. 291); Fruchtknoten einblättrig mit zahlreichen oder nur 1 Samenknospe an der Bauchnaht. Schließfrucht oder Balgfrucht, Samen ohne Nährgewebe.

Familie Proteaceae. ♄ mit wechselständigen, meist lederartigen Blättern ohne Nebenblätter und traubigen Blüthenständen. 960 Arten auf der südlichen Halbkugel, wovon 590 in Australien, 262 in Südafrika. — Protea, Leucadendron, Grevillea, Hakea, Banksia, Dryandra.

8. Reihe. **Santalales.** Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, meist actinomorph, Perigon einfach, 2—5gliederig, Staubgefäße ebensoviel, vor den Perigonblättern, Fruchtknoten unterständig, 1- oder 2- bis 3fächerig, mit je einer hängenden Samenknospe, oder die Samenkospe nicht differenzirt, die Embryosacke in das Fruchtknotengewebe eingesenkt.

Familie Loranthaceae. Blüthenkreise 2 bis 3gliederig, Perigon hochblattartig oder corollinisch, 4—6blätterig, Staubgefäße ebensoviel, frei oder mit den Perigonblättern verwachsen. Samenknospen meist nicht differenzirt, von den Embryosäcken wird meist nur einer befruchtet; Beere. Meist ♄, baumbewohnende Parasiten mit grünen Laubblättern (I., S. 557); 500 vorzugsweise tropische Arten. — Loranthus, Viscum, Arceuthobium, Phoradendron.

Familie Santalaceae. Perigonblätter 4—5, mit klappiger Knospenlage, hochblattartig oder corollinisch, im unteren Theile gamophyll, Staubgefäße vor den Perigonblättern; Fruchtknoten einfächerig, mit centraler Placenta und 1—3 integumentlosen Samenknospen. Samen mit Nährgewebe. ♃ oder ♄, grünblattrige Wurzelparasiten (I., S. 559). 250 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Santalum, Thesium.

Familie Balanophoraceae. Blüthen meist eingeschlechtig; ♂ mit 3—4 Perigon- und ebensoviel Staubblättern; ♀ meist nackt, Fruchtknoten mit 1—2 Griffeln und 1—3 hängenden, meist integumentlosen Samenknospen; Nuss oder Steinfrucht, Samen mit ölreichem Nährgewebe, Embryo kugelig ohne Keimblätter. Chlorophylllose fleischige Wurzelparasiten (I., S. 557). 41 meist tropische Arten. — Cynomorion, Lophophytum, Balanophora, Langsdorffia.

9. Reihe. **Aristolochiales.** Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, actinomorph oder zygomorph, Perigon corollinisch; Fruchtknoten unterständig, 4—6 fächerig mit innenwinkelständiger, oder einfächerig mit wandständiger Placenta und zahlreichen Samenknospen; Embryo klein, oft kugelig und ungegliedert, im Nährgewebe.

Familie Aristolochiaceae. Blüthen meist zwitterig, Staubgefäße 6—36, frei oder an eine Griffelsäule angewachsen (Fig. 573, S. 327), Fruchtknoten 4—6 fächerig, mit innenwinkelständiger Placenta (Fig. 513, S. 285). Kapsel. ♃ oder windende ♄ mit wechselständigen grünen Blättern ohne Nebenblätter. Ueber 200 Arten in der gemäßigten und tropischen Zone. — Asarum, Aristolochia.

Familie Rafflesiaceae. Blüthen meist eingeschlechtig, Staubgefäße zahlreich, an der Unterseite des Randes der scheibenförmigen Griffelsäule; Fruchtknoten einfächerig mit 4—8 wandständigen Placenten oder mit zahlreichen gewundenen Kammern; Beere. Chlorophylllose Parasiten mit Thallus (I., Fig. 220) und endständiger Blüthe oder Traube. Ueber 20 Arten meist in den Tropen. Rafflesia, Pilostyles, Cytinus.

Familie Hydnoraceae. Blüthen zwitterig, 3—4 Staubgefäße auf der Perigonröhre, mit zahlreichen Pollenfächern; Fruchtknoten einfächerig, mit wandständiger Placenta. Chlorophylllose Parasiten. 8 Arten in Afrika und Argentinien. — Hydnora,. Prosopanche.

10. Reihe. **Polygonales.** Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, actinomorph, mit 3—6 Perigonblättern, 6—9 Staubblättern und meist 3 Carpellen; Fruchtknoten oberständig, einfächerig, mit einer grundständigen, meist orthotropen Samenknospe (Fig. 553, S. 309). Nuss; Samen mit mehligem Endosperm, geradem oder gekrümmtem Embryo. Meist ♃, wenig ♄ mit wechselständigen Blättern mit Ochrea (Fig. 481, S. 260).

Familie Polygonaceae. Etwa 600 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Rumex, Rheum, Polygonum.

11. Reihe. **Centrospermae.** Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, actinomorph, mit homoochlamydeischer oder heterochlamydeischer Blüthenhülle, Staubgefäße meist soviel als Blüthenhüllblätter und vor diesen, oder in großer Anzahl. Fruchtknoten oberständig, meist einfächerig mit einer grundständigen oder zahlreichen campylotropen Samenknospen an centraler Placenta. Samen mit stärkehaltigem Perisperm und meist gekrümmtem Embryo.

Familie Chenopodiaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, 5 oder 2 Perigonblätter; Staubgefäße ebensoviel oder weniger, und vor den Perigonblättern; meist 2 Carpelle, einen einfächerigen Fruchtknoten mit 2 Griffeln bildend; 1 grundständige Samenknospe; Nuss, von dem bleibenden Perigon umgeben. Meist ⊙, wenig ♄ mit wechselständigen nebenblattlosen Blättern und kleinen unscheinbaren Blüthen. Ueber 500 Arten, meist in der gemäßigten Zone, viele Salz- und Steppenpflanzen. — Polycnemum, Beta, Chenopodium, Atriplex, Spinacia, Salicornia, Salsola.

Familie Amarantaceae (Fig. 609). Blüthen meist zwitterig, 4—5 meist häutige Perigonblätter, 1—5 Staubgefäße vor diesen; 2—3 Carpelle, einen einfächerigen Fruchtknoten mit einer oder zahlreichen Samenknospen bildend; meist Nuss. ⊙, seltner ♄ mit gegen- oder wechselständigen nebenblattlosen Blättern und kleinen Blüthen. Etwa 500 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Celosia, Amarantus, Gomphrena.



Fig. 609. Celosia.

Familie Nyctaginaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig. 5 corollinische gamophylle Perigonblätter; 1—30 Staubgefäße; Fruchtknoten einfächerig mit einer grundständigen Samenknospe; Schließfrucht von dem persistirenden unteren Theil der Perigonröhre umschlossen. ⊙ und ♃ mit meist gegenständigen Blättern. 160 Arten meist in der warmen Zone Amerikas. — Mirabilis.

Familie Phytolaccaceae (Fig. 610). Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, Perigonblätter 4—5, Staubgefäße 4—5 oder zahlreiche; ein oder zahlreiche monomere Fruchtknoten mit 1 Samenknospe an der Bauchnaht; Schließfrucht oder Kapsel. ♃ oder ♄. Etwa 82 Arten in der warmen Zone. — Phytolacca.

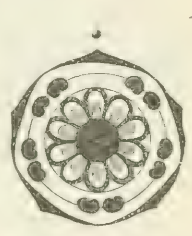


Fig. 610. Phytolacca.

Familie Aizoaceae. Blüthen zwitterig, 4—5 Perigonblätter, 5 oder zahlreiche Staubblätter, Fruchtknoten zwei- bis vielfächerig mit zahlreichen Samenknospen; Kapsel. ⊙ oder ♃, oft mit fleischigen Blättern. 420 meist afrikanische Arten. — Aizoon, Tetragonia, Mesembrianthemum.

Familie Portulacaceae. Blüthen zwitterig mit zwei Kelch- und 4—5 Blumenblättern, 5 oder mehr Staubgefäße, 2—5 Carpelle, einen unterständigen, einfächerigen Fruchtknoten bildend, mit 2 bis zahlreichen Samenknospen an grundständiger Placenta; Kapsel. ♃ mit fleischigen Blättern und häutigen Nebenblättern. 144 meist amerikanische Arten. — Montia, Portulaca.

Familie Caryophyllaceae. Blüthen meist zwitterig, 5 Kelch-, 5 Blumenblätter, meist 10 Staubgefäße (Fig. 514, S. 287); 2—5 Carpelle, einen einfächerigen Fruchtknoten mit 2—5 Griffeln bildend, centrale Placenta mit zahlreichen Samenknospen; Kapsel, selten Beere. ⊙ und ♃ mit schmalen meist gegenständigen Blättern, selten mit Nebenblättern, Blüthen in Dichasien (Fig. 506, S. 280). Etwa 300 Arten meist in der gemäßigten Zone. — a) Alsinoideae. Scleranthus, Herniaria, Paronychia, Polycarpon, Spergula, Arenaria, Alsine, Sagina, Holosteum, Cerastium, Stellaria. — b) Silenoideae. Agrostemma, Viscaria, Silene, Lychnis, Melandryum, Gypsophila, Dianthus, Saponaria.

12. Reihe. **Ranales** (Polycarpicae). Blüthen acyklisch oder cyklisch, mit homöochlamydeischer oder heterochlamydeischer Blüthenhülle, Staubgefäße meist zahlreich, Carpelle zahlreich oder auf eins reducirt, meist zahlreiche monomere Fruchtknoten bildend.

Familie Ceratophyllaceae. Blüthen mit einfachem Perigon, eingeschlechtig, monöcisch, ♂ mit 12 Perigon- und 12—16 Staubblättern. ♀ mit 9—10 Perigonblättern und 1 Carpell mit langem Griffel und einer hängenden Samenknospe mit 1 Integument; Nüsschen. Untergetauchte Wasserpflanzen mit quirlständigen, mehrtheiligen Blättern. — Ceratophyllum.

Familie Nymphaeaceae. Blüthen mit einfacher oder heterochlamydeïscher Blüthenhülle, zwitterig; Blüthenhüll- und Staubblätter je 6 bis zahlreiche, spiralig angeordnet; 3 bis zahlreiche Carpelle, getrennt oder zu einem ebenso vielfächerigen Fruchtknoten vereint; 1 bis zahlreiche Samenknospen mit 2 Integumenten an der Innenfläche der Carpelle. Samen oft mit Arillus, mit oder ohne Nährgewebe. Wasserpflanzen mit meist schwimmenden großen Blättern und einzelnen großen Blüthen. Ungefähr 50 Arten von der gemäßigten Zone bis in die Tropen. — Nelumbo, Cabomba, Nuphar, Nymphaea, Victoria.

Familie Magnoliaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, meist heterochlamydeïsch; zahlreiche acyklische oder cyklische monomere Fruchtknoten mit einer Samenknospe an der Bauchnaht (Fig. 582, S. 340). Samen mit reichlichem Nährgewebe. ♄ mit wechselständigen Blättern und einzelnen Blüthen. Etwa 70 Arten in Asien und Amerika. — Magnolia, Liriodendron, Illicium, Drimys.

Familie Myristicaceae. Blüthen cyklisch, mit meist 3gliederigen Kreisen, eingeschlechtig; 3—18 Staubgefäße, 1 Carpell mit 1 grundständigen Samenknospe; Beere; Samen mit Arillus und zerklüftetem Nährgewebe. Immergrüne ♄. 80 tropische, meist asiatische Arten. — Myristica.

Familie Anonaceae. ♄; 620 Arten in den Tropen.

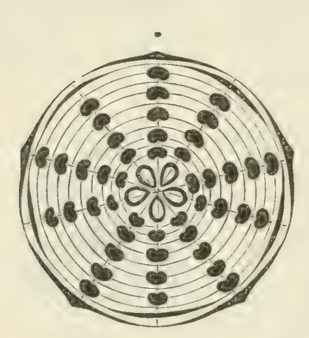


Fig. 611. Aquilegia.

Familie Ranunculaceae (Fig. 611). Blüthen meist zwitterig, acyklisch oder cyklisch, Blüthenhülle homöochlamydeïsch und petaloid, oder als Kelch und Blume, häufig die Blumenblätter als Honigbehälter (Fig. 550 *C*, S. 307 u. Fig. 551, S. 308); Staubgefäße meist zahlreich; Carpelle meist zahlreiche monomere Fruchtknoten bildend, selten vereint mit je einer oder mehreren axelständigen oder der Bauchnaht ansitzenden Samenknospen (Fig. 552, S. 309), mit 1—2 Integumenten; Schließfrucht oder Balgfrucht, selten Beere; Samen mit ölhaltigem Nährgewebe und kleinem Embryo. ⊙ und ♃ mit einfachen, häufiger verzweigten Blättern. Etwa 1200 Arten in der gemäßigten und kalten Zone. — a) Anemoneae. Anemone, Pulsatilla, Clematis, Myosurus, Ranunculus, Thalictrum, Adonis. — b) Helleboreae. Caltha, Trollius, Helleborus, Nigella, Actaea, Delphinium, Aconitum. — c) Paeonieae. Paeonia.

Familie Berberidaceae. Blüthen zwitterig, meist cyklisch, mit 2—3gliederigen Kreisen; Blüthenhüllblätter meist in 2—4 Kreisen, oft Honigbehälter (Fig. 550 *B*, S. 307), Staubgefäße in 2 Kreisen, ein Carpell mit einer oder zahlreichen Samenknospen an der Bauchnaht; Beere. ♃ oder ♄ mit einfachen oder zusammengesetzten Blättern. 135 Arten in der gemäßigten Zone. — Berberis, Epimedium.



Fig. 612. Menispermaceae.



Fig. 613. Cinnamomum.

Familie Menispermaceae (Fig. 612). Blüthen eingeschlechtig, sonst ähnlich wie vorige. Meist schlingende ♄. Etwa 250 Arten, meist in der warmen Zone. — Menispermum, Cocculus.

Familie Calycanthaceae. Blüthen acyklisch, zwitterig; die zahlreichen monomeren Fruchtknoten im Grunde der becherförmig hohlen Blüthenaxe. ♄ mit gegenständigen ungetheilten Blättern. 4 Arten in Ostasien und Nordamerika. — Calycanthus.

Familie Lauraceae (Fig. 613). Blüthen cyklisch mit 3gliederigen Kreisen, zwitterig oder eingeschlechtig; Blüthenhülle homöochlamydeïsch, Staubblätter in 3—4 Kreisen, Antheren mit Klappen; ein einfächeriger Fruchtknoten mit 1 hängenden

anatropen Samenknospe; Frucht von der fleischigen, becherförmigen Blüthenaxe eingeschlossen; Samen ohne Nährgewebe mit großem Embryo. ♄ mit wechselständigen nebenblattlosen Blättern. Etwa 1000 Arten in der warmen Zone. — Cinnamomum, Persea, Sassafras, Laurus, Cassytha.

13. Reihe. **Rhoeadales.** Blüthen cyklisch, Blüthenhülle meist heterochlamydeïsch, Carpelle 2 bis zahlreiche, zu einem oberständigen Fruchtknoten vereint.

Familie Papaveraceae. Blüthen zwitterig, meist actinomorph, 2 Kelchblätter; 4 oder mehr Blumenblätter; Staubgefäße zahlreich oder nur 4 oder 2; Fruchtknoten aus 2—16 Carpellen bestehend, mit ebensoviel wandständigen Placenten

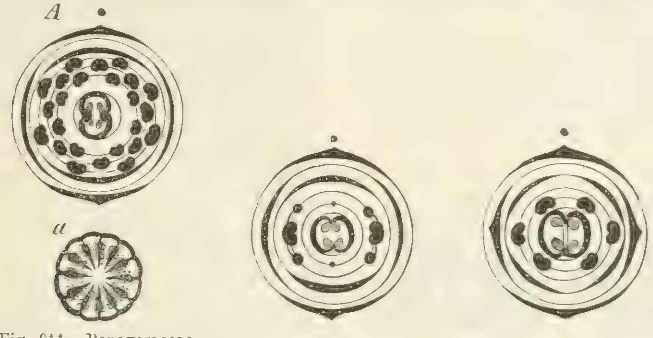


Fig. 614. Papaveraceae. *A* Chelidonium. *a* Gynäceum von Papaver.

Fig. 615. Fumaria.

Fig. 616. Cruciferen.

und meist zahlreichen anatropen oder campylotropen Samenknospen; Kapsel (Fig. 588, S. 342), seltner Schließfrucht, Samen mit ölhaltigem Nährgewebe. ☉ und ♃, oft mit Milchsaft, mit wechselständigen Blättern. 80 Arten meist in der nördl. gemäßigten Zone. — a) Papaveroideae (Fig. 614). Chelidonium, Glaucium, Papaver. — b) Fumarioideae (Fig. 615). Dicentra, Corydalis, Fumaria.

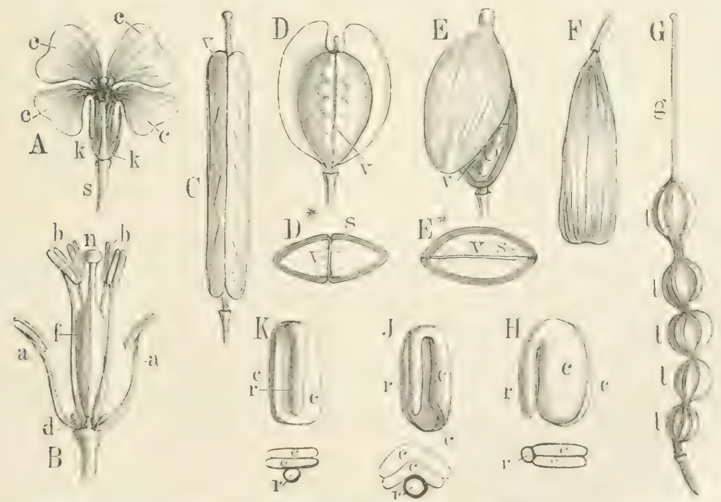


Fig. 617. Cruciferen. *A* Blüthe von Brassica; *s* Blüthenstiel, *kk* Kelch, *c* Blumenblätter. *B* dieselbe nach Wegnahme der Blüthenhülle stärker vergrößert; *aa* die beiden äußeren kürzeren Staubgefäße, *b* die vier längeren inneren, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe, *d* Discum. *C* Schote von Brassica; *D* angustiseptes Schötchen von Thlaspi; *E* latiseptes Schötchen von Draba, *D** und *E** die beiden im Querschnitt schematisch; überall bedeutet *v* Scheidewand, *s* Samen. *F* nussartige Schließfrucht von Isatis. *G* Gliederfrucht von Raphanus Raphanistrum; *g* Griffel, *lll* die einsamigen Glieder. *H—K* Schemata der gekrümmten Embryonen nebst ihren Querschnitten; *r* Würzelchen, *cc* Cotyledonen. Nach Prantl.

Familie Cruciferae (Fig. 616 u. 617). Blüthen zwitterig, actinomorph; Blüthenkreise typisch 2gliederig; Kelchblätter 2×2, Blumenblätter 4, diagonal, 2 kurze und 2×2 lange Staubgefäße; 2 Carpelle, einen Fruchtknoten mit 2 wandständigen Placenten bildend, an denen eine Scheidewand; Samen anatrop oder campylotrop; meist Schote (Fig. 585, 586, S. 342), seltner Schließfrucht oder Gliederfrucht; Samen ohne Nährgewebe, mit gekrümmtem, ölreichem Embryo. ⊙, ♃ oder ♄ mit wechselständigen Blättern, Blüthen meist in Trauben ohne Tragblätter. 1200 Arten von der gemäßigten bis kalten Zone. — a) Pleurorhizeae (Fig. 617 *H*). Würzelchen seitlich an beiden Cotyledonen ═ O. Cheiranthus, Matthiola, Barbaraea, Turritis, Nasturtium, Cardamine, Dentaria, Lunaria, Draba. Cochlearia. Thlaspi. Teesdalia, Iberis, Biscutella. — b) Notorhizeae (Fig. 617 *K*). Würzelchen auf der ebenen Fläche des einen Cotyledons O ‖. Sisymbrium, Erysimum, Hesperis, Lepidium, Capsella, Isatis. — c) Orthoploceae (Fig. 617 *I*). Würzelchen in der Faltung des eines der beiden gefalteten Cotyledonen O ≫. Brassica, Sinapis. Diplotaxis, Eruca, Senebiera, Raphanus, Crambe.

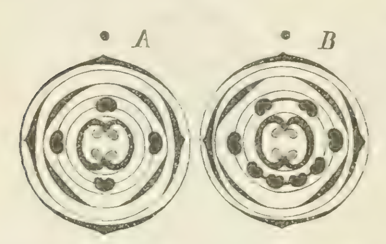


Fig. 618. Capparidaceae. *A* Cleome. *B* Polanisia. Nach EICHLER.

Familie Capparidaceae (Fig. 618). Blüthen zwitterig, actinomorph oder zygomorph, Blüthenaxe unterhalb des Gynäceums stielartig verlängert; 4 Kelch- und 4 Blumenblätter; 4, 6 oder zahlreiche Staubblätter; 2 Carpelle, einen meist einfächerigen Fruchtknoten bildend, mit zahlreichen, campylotropen Samenknospen; Kapsel, Beere oder Steinfrucht; Samen ohne Nährgewebe mit gekrümmtem Embryo. ⊙, ♃ oder ♄ mit wechselständigen Blättern, oft mit Nebenblättern, Blüthen in Trauben mit Tragblättern. 300 Arten in der warmen Zone. — Cleome, Polanisia, Capparis.

Familie Resedaceae. Blüthen zwitterig, zygomorph; Blüthenaxe unterhalb des Andröceums zu einem excentrischen Discus erweitert; 4—8 Kelchblätter, 8 oder weniger Blumenblätter; 3—40 Staubgefäße; 2—6 Carpelle, einen oben offenen einfächerigen Fruchtknoten mit meist zahlreichen Samenknospen bildend; Samen ohne Nährgewebe, mit gekrümmtem Embryo. ⊙ und ♃ mit wechselständigen Blättern, mit Nebenblättern und Trauben. 60 Arten meist in den Mittelmeerländern. — Reseda.

14. Reihe. **Sarraceniales.** Blüthen cyklisch, actinomorph. Blüthenhülle homoeochlamydeïsch oder heterochlamydeïsch. Carpelle 3—5, zu einem oberständigen Fruchtknoten vereint mit parietaler oder innenwinkelständiger Placenta und zahlreichen Samenknospen; Kapsel; Samen klein, mit Nährgewebe. ♃ mit wechselständigen ungetheilten insektenfangenden Blättern (I., S. 564).

Familie Sarraceniaceae. Blüthen zwitterig, Fruchtknoten 3—5 fächerig; Blätter mit Blattschläuchen. Sumpfpflanzen, 8 Arten in Amerika. — Sarracenia.

Familie Nepenthaceae. Blüthen eingeschlechtig, Fruchtknoten 4 fächerig; Blätter mit bedeckelten Blattschläuchen (Fig. 501, S. 274), Kletterpflanzen. 40 Arten meist in Ostindien. — Nepenthes.

Familie Droseraceae. Blüthen zwitterig; 4—5 Kelch-, 4—5 Blumenblätter, 5 Staubgefäße; Fruchtknoten ein- oder 2—5 fächerig. Blätter mit Verdauungsdrüsen (I., Fig. 207, S. 462). Wasser- oder Sumpfpflanzen. 100 Arten in der gemäßigten Zone. — Drosera, Dionaea, Aldrovandia.

15. Reihe. **Rosales.** Blüthen cyklisch, mit meist heterochlamydeïscher, seltner homöochlamydeïscher Blüthenhülle oder nackt; Carpelle 1 bis zahlreiche, häufig monomere Fruchtknoten bildend, aber auch häufig zu einem polymeren, ober- oder unterständigen Fruchtknoten vereint.

Familie Podostemaceae. Blüthen mit einfachem Perigon oder nackt, meist zwitterig; Fruchtknoten oberständig, 2—3fächerig mit zahlreichen Samenknospen an

innenwinkelständigen Placenten. Kleine Wasserpflanzen, Wurzeln der Assimilation dienend und mit zahlreichen Adventivsprossen (S. 275). 150 Arten in den Tropen, meist in Amerika.

Familie Crassulaceae. Blüthen mit Kelch und Blume, alle Kreise 3—30 gliederig; monomere Fruchtknoten mit meist zahlreichen Samenknospen an der Bauchnaht; Balgfrucht; Samen klein, mit wenig Nährgewebe. Succulente ♃ ohne Nebenblätter. 450 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Sedum, Sempervivum, Bryophyllum, Crassula.

Familie Saxifragaceae. Blüthen meist mit Kelch und Blume; diese 4- bis 5gliederig; Staubgefäße ebenso, meist in 2 Kreisen; Carpelle meist 2, meist einen ein- oder zweifächerigen, oberständigen oder halb oder ganz unterständigen Fruchtknoten mit angeschwollener wand- oder innenwinkelständiger Placenta mit zahlreichen Samenknospen und mit 2 Griffeln bildend; Kapsel oder Beere; Samen klein mit reichlichem Nährgewebe. ♃ oder ♄ mit wechselständigen Blättern. Etwa 600 Arten von der warmen bis kalten Zone. — a) Saxifragoideae. Saxifraga, Chrysosplenium, Parnassia. — b) Hydrangeoideae. Hydrangea, Philadelphus. — c) Escallonioideae. Escallonia. — d) Ribesioideae. Ribes.

Familie Pittosporaceae. Gegen 90 Arten in der warmen Zone.

Familie Hamamelidaceae. Gegen 50 Arten in der warmen Zone.

Familie Platanaceae. Blüthen eingeschlechtig, mit 3—4gliederigen Kreisen; Fruchtknoten mit 1—2 Samenknospen. ♄ mit wechselständigen Blättern und verwachsenen Nebenblättern, Blüthen in Köpfchen. 4 Arten in Asien und Amerika. — Platanus.

Familie Rosaceae (Fig. 619). Blüthen meist zwitterig, mit Kelch und Blume, diese meist 5gliederig; Staubgefäße am Rande der flachen oder becherförmigen Blüthenaxe, perigyn (Fig. 512) oder epigyn, meist 2—4mal soviel als Kelchblätter oder zahlreicher

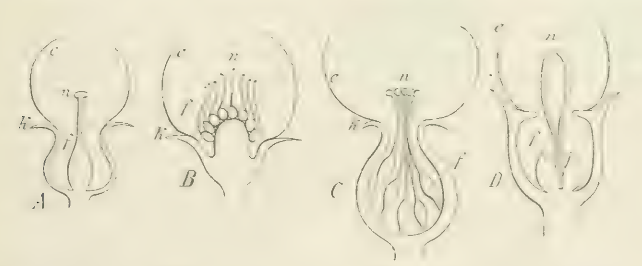


Fig. 619. Schema der Rosaceen-Blüthen, und zwar *A* von Prunoideen, *B* von Rosoideen, *C* von Rosa, *D* von Pomoideen; *k* Kelch, *c* Blumenkrone, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe. Nach PRANTL.

Carpelle in der Zahl der Kelchblätter, seltener weniger oder zahlreich, meist monomere Fruchtknoten, seltener einen polymeren unterständigen Fruchtknoten bildend; jedes Carpell oder Fruchtknotenfach mit meist 2 anatropen Samenknospen; Balgkapseln, Schließfrüchte oder Steinfrüchte oder unter Vergrößerung der Blüthenaxe Scheinfrüchte bildend (S. 340). Samen ohne oder mit spärlichem Nährgewebe. ♃ oder ♄ mit wechselständigen Blättern und dem Blattstiele angewachsenen Nebenblättern. Etwa 2000 Arten von der kalten Zone bis in die Tropen. — a) Spiraeoideae. Spiraea, Aruncus. — b) Pomoideae. Pirus, Cotoneaster, Cydonia, Sorbus, Mespilus, Amelanchier. — c) Rosoideae. Kerria, Rubus, Fragaria, Potentilla, Geum, Dryas, Alchemilla, Agrimonia, Rosa. — d) Prunoideae (Amygdalaceae). Amygdalus, Prunus. — e) Chrysobalanoideae. Chrysobalanus.

Familie Connaraceae. Blüthen meist zwitterig und cyklisch, actinomorph, mit 5gliederigen Kreisen, Staubgefäße meist in zwei Kreisen; meist 5 Carpelle; meist nur 1 Kapsel, an der Bauchnaht aufspringend. Meist kletternde ♄ mit wechselständigen, gefiederten Blättern ohne Nebenblätter. Etwa 160 tropische Arten. — Connara, Cnestis.

Familie Leguminosae (Fig. 620 u. 621). Blüthen meist zwitterig und cyklisch, actinomorph, häufiger zygomorph, schmetterlingsförmig; Kelch und Blume 5gliederig; Staubgefäße meist in zwei 5gliederigen Kreisen, frei oder verschiedenartig verwachsen; meist nur 1 Carpell mit meist zahlreichen anatropen oder amphitropen Samenknospen in 2 Reihen an der Bauchnaht (Fig. 538 S. 301); meist zweiklappige Hülse (Fig. 584, S. 342), bisweilen nicht aufspringende Schließ- oder Gliederfrucht; Samen groß,



Fig. 620. Leguminosae.

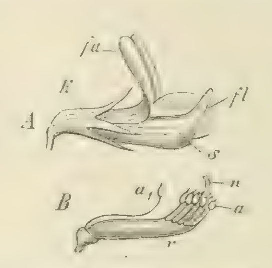


Fig. 621. Blüthe von Lotus corniculatus. A nach Wegnahme des zugewendeten Flügels; *k* Kelch; von den Blumenblättern heißt das hintere *fa* Fahne, die beiden seitlichen *fl* Flügel, die beiden vorderen verwachsenen *s* das Schiffchen. *B* nach Wegnahme der Blumenblätter, *r* die Staubfadenröhre, aus 9 Staubgefäßen gebildet, a_1 der freie hintere Staubfaden, *a* Antheren, *n* Narbe. Nach Prantl.

ohne oder mit spärlichem Nährgewebe. ⊙, ♃ oder ♄ mit wechselständigen Blättern mit Nebenblättern und meist racemösen Blüthenständen; Wurzeln mit knöllchenförmigen pilzeverdauenden Pilzkammern (I., S. 269). 7000 Arten von der kalten bis in die tropische Zone. — a) Mimosoideae. Blüthen actinomorph, Blumenblätter in der Knospe klappig. Inga, Albizzia, Acacia, Mimosa. — b) Caesalpinioideae. Blüthen zygomorph. Blumenblätter in der Knospe dachig, mit aufsteigender Deckung (von vorn nach hinten). Hymenaea, Tamarindus, Bauhinia, Cercis, Cassia, Ceratonia, Krameria, Caesalpinia, Haematoxylon, Gleditschia. — c) Papilionatae (Papilionaceae). Blüthen zygomorph. Blumenblätter in der Knospe dachig, mit absteigender Deckung (von hinten nach vorn). Sophora, Myroxylon, Pultenaea, Crotalaria, Lupinus, Cytisus, Genista, Spartium, Ulex, Ononis, Trigonella, Medicago, Melilotus, Trifolium, Lotus, Anthyllis, Indigofera, Robinia, Colutea, Caragana, Astragalus, Glycyrrhiza, Ornithopus, Coronilla, Onobrychis, Arachis, Desmodium, Dalbergia, Pterocarpus, Cicer, Vicia, Lathyrus, Pisum, Glycine, Physostigma, Phaseolus, Dolichos.

16. Reihe. **Geraniales.** Blüthen cyklisch, mit meist heterochlamydeïscher oder monochlamydeïscher Blüthenhülle, seltener nackt, meist in allen Kreisen 5gliederig; Carpelle 5, 3 oder 2, einen ebensoviel fächerigen Fruchtknoten bildend mit meist 2 oder 1 Samenknospe im Innenwinkel; Samenknospe anatrop, meist mit der Raphe an der Bauchseite und mit der Mikropyle nach oben.

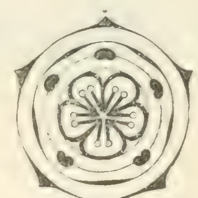
Familie Geraniaceae. Blüthenkreise 5gliederig, meist actinomorph, Staubgefäße 10 oder 15 (Fig. 568, S. 323); Frucht in 5 geschnäbelte einsamige Theilfrüchte sich spaltend (Fig. 583, S. 340); Samen ohne Nährgewebe. ⊙ oder ♃ mit gelappten oder getheilten Blättern. 350 Arten in der gemäßigten Zone. Geranium, Exodium, Pelargonium.

Familie Oxalidaceae. Wie vorher; Samen mit fleischigem Nährgewebe, meist zahlreich in der fünffächerigen Kapsel oder Beere. ⊙, ♃ oder ♄ mit handförmig zusammengesetzten Blättern. 250 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Oxalis.

Familie Tropaeolaceae. Blüthenhüllen 5gliedrig, zygomorph, Blüthenaxe hinten mit Sporn, 8 Staubgefäße; Fruchtknoten 3fächerig mit je 1 Samenknospe;

Frucht in 3 einsamige Theilfrüchte zerfallend, ohne Nährgewebe. 35 Arten in den Anden. — Tropaeolum.

Familie Linaceae (Fig. 622). Blüthenkreise alle 5- oder 4gliedrig, actinomorph, 5—20 Staubgefäße; Kapsel oder Steinfrucht, meist 4—5fächerig mit je 1—2 Samenknospen; Samen mit Nährgewebe. ⊙, ♃ oder ♄ mit wechselständigen ungetheilten Blättern. 150 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Radiola, Linum.


Fig. 622. Linum.

Familie Erythroxylaceae. Blüthenkreise 5gliederig, actinomorph; 10 Staubgefäße; meist nur 1 Carpell mit 1—2 Samenknospen; Steinfrucht; Samen mit Nährgewebe. ♄ mit ungetheilten Blättern und Nebenblättern. 93 Arten in der warmen Zone. — Erythroxylon.

Familie Zygophyllaceae. Blüthenkreise 5 oder viergliedrig, oft mit Discus; Staubgefäße 10 oder 8, am Grunde oft mit innenseitigem Anhängsel; Fruchtknotenfächer mit 1 oder zahlreichen Samenknospen; meist Kapsel oder Theilfrucht. Meist ♄ mit meist paarig gefiederten Blättern mit Nebenblättern. Etwa 140 Arten in der warmen Zone. — Zygophyllum, Guajacum, Tribulus, Peganum, Nitraria.

Familie Rutaceae (Fig. 623 u. 624). Blüthenkreise 5- oder 4gliederig, actinomorph oder zygomorph, mit Discus; Staubgefäße in 1 oder 2 Kreisen; 4—5 Carpelle mit 2 bis zahlreichen Samenknospen in jedem Fache (Fig. 540, 541 S. 302 u. 303); Kapsel Steinfrucht oder Beere; Samen mit oder ohne Nährgewebe. Meist ♄ mit einfachen oder zusammengesetzten, nebenblattlosen Blättern und mit Oeldrüsen in Rinde und Blättern. — a) Ruteae. Ruta, Dictamnus. — b) Cusparieae. Pilocarpus, Cusparia, Galipea. — c) Diosmeae. Barosma. — d) Zanthoxyleae. Zanthoxylon. — e) Amyrideae. Amyris. — f) Toddalieae. Ptelea, Toddalia. — g) Aurantiaceae. Citrus.

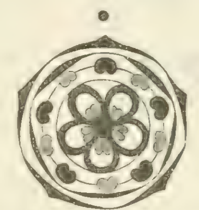

Fig. 623. Dictamnus.


Fig. 624. Citrus.

Familie Simarubaceae. Wie vorige, aber meist eingeschlechtig. ♄ mit meist gefiederten Blättern und Oelgängen im Marke. 120 Arten in der warmen Zone. — Quassia, Simaruba, Ailanthus.

Familie Burseraceae. Wie vorige. ♄ mit dreizähligen oder unpaarig gefiederten Blättern und Balsamgängen. 320 Arten in den Tropen. — Balsamodendron, Boswellia, Bursera, Canarium.

Familie Meliaceae. Blüthen meist zwitterig; Staubblätter in eine Röhre vereint; Fruchtknotenfächer 5 oder weniger, mit je 1—2 Samenknospen. Meist ♄ mit gefiederten Blättern und Secretzellen. 300 Arten in der warmen Zone. — Cedrela, Swietenia, Melia.

Familie Malpighiaceae. Blüthen meist zwitterig, Blüthenkreise 5gliederig, Kelchblätter oft mit Nectardrüse, Blumenblätter genagelt; Staubgefäße in 2 Kreisen; meist dreifächeriger Fruchknoten mit je 1 Samenknospe; Spaltfrucht mit am Rücken aufspringenden Theilfrüchten; Samen ohne Nährgewebe. ♄, meist Lianen mit unregelmäßig gefurchtem Holzkörper (I., S. 201) und meist gegenständigen Blättern und Nebenblättern, ohne Secretbehälter. 500 Arten in den Tropen. — Malpighia, Banisteria, Hiraea.

Familie Polygalaceae. Blüthen zwitterig, zygomorph (Fig. 625); von den 5 Kelchblättern 2 seitliche petaloid, flügelförmig; 3 Blumenblätter; 8 Staubgefäße; 2 mediane Carpelle, einen zweifächerigen Fruchtknoten mit je 1 Samenknospe bildend; Kapsel oder Steinfrucht. ♃ oder ♄ mit wechselständigen einfachen Blättern ohne

Nebenblätter, ohne Secretbehälter. 400 Arten in der gemäßigten und warmen Zone — Polygala, Securidaca.

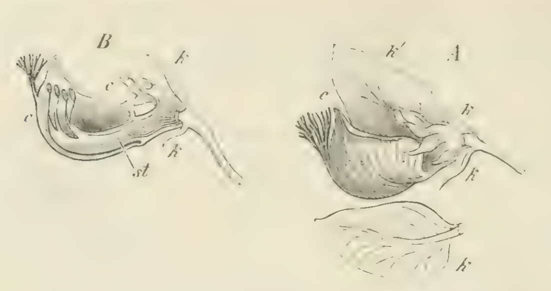
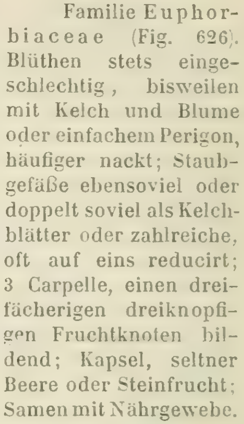


Fig. 625. Blüthe von Polygala grandiflora. *A* von außen nach Wegnahme des zugewendeten großen Kelchblattes; *B* im Längsschnitt. *k* Kelch, *k'* die flugelförmigen Kelchblätter, *c* Blumenkrone, *st* Staubfadenröhre. Nach SACHS.



Familie Euphorbiaceae (Fig. 626). Blüthen stets eingeschlechtig, bisweilen mit Kelch und Blume oder einfachem Perigon, häufiger nackt; Staubgefäße ebensoviel oder doppelt soviel als Kelchblätter oder zahlreiche, oft auf eins reducirt; 3 Carpelle, einen dreifächerigen dreiknopfigen Fruchtknoten bildend; Kapsel, seltner Beere oder Steinfrucht; Samen mit Nährgewebe. ☉, ♃ und ♄ von verschiedenem Habitus, mit meist wechselständigen, oft mit Nebenblättern versehenen Blättern und zusammengesetzten Blüthenständen, häufig mit Milchröhren. Etwa 4000 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Phyllanthus, Croton, Mercurialis, Ricinus, Jatropha, Hevea, Manihot, Excoecaria, Hippomane, Euphorbia.



Fig. 626. Crozophora (Euphorbiaceae) rechts männlich, links weiblich.

Familie Callitrichaceae. Blüthen eingeschlechtig, nackt; ♂ mit 1 Staubgefäß; ♀ mit 2 transversal stehenden Carpellen; Frucht in 4 einsamige Früchtchen zerfallend; Samen mit Nährgewebe. Wasserbewohnende ♃ mit wechselständigen einfachen schmalen Blättern und kleinen axelständigen monöcischen Blüthen. 25 Arten — Callitriche.

17. Reihe. **Sapindales.** Wie vorige Reihe, aber die Samenknospen in entgegengesetzter Stellung, nämlich hängend mit der Raphe an der Rückenseite und der Mikropyle nach oben oder aufsteigend mit der Raphe an der Bauchseite und der Mikropyle nach unten.

Familie Buxaceae. Blüthen eingeschlechtig, mit einfachem Perigon, vier bis zahlreichen Staubblättern und meist dreifächerigem Fruchtknoten mit je ein bis zwei Samenknospen; fachspaltige Kapsel oder Steinfrucht; Samen mit Nährgewebe. ♄ mit meist ganzen immergrünen Blättern ohne Nebenblätter. 30 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone. — Buxus.

Familie Empetraceae. Blüthen eingeschlechtig, mit Kelch- und Blumenblättern, zwei bis drei Staubgefäßen und zwei oder mehrfächerigem Fruchtknoten mit je einer aufsteigenden Samenknospe; Steinfrucht. Kleine haideartige ♄ mit linealen Blättern ohne Nebenblätter. Vier Arten in der kalten und gemäßigten Zone. — Empetrum.

Familie Coriariaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; Kelch und Blume fünfgliederig, zehn Staubgefäße; Frucht fünf- bis achtfächerig mit je einer hängenden Samenknospe. ♄ mit gegen- oder quirlständigen ganzen Blättern ohne Nebenblätter. Fünf Arten in der gemäßigten Zone. — Coriaria.

Familie Anacardiaceae (Fig. 627). Blüthen mit Kelch und Blume; fünf oder zehn Staubgefäße, Carpelle meist weniger als fünf, mit je einer hängenden oder aufsteigenden Samenknospe; Steinfrucht mit harzreichem Mesocarp; Samen ohne Nährgewebe, Embryo oft gekrümmt. ♄ mit meist wechselständigen, einfachen, gefiederten oder dreizähligen Blättern, zahlreichen kleinen Blüthen in Rispen und mit

Harzgängen. 500 Arten meist in der warmen Zone. — Mangifera, Anacardium, Spondias, Pistacia, Rhus, Semecarpus.

Familie Celastraceae (Fig. 628). Blüthen meist zwitterig, Kelch und Blume vier- bis fünfgliederig, Staubgefäße drei bis fünf, am Rande eines Discus; Fruchtknoten drei- bis fünffächerig mit meist je zwei aufsteigenden Samenknospen; Kapsel oder Beere; Samen oft mit Arillus. ♄ mit gegen- oder wechselständigen einfachen Blättern. 280 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Evonymus, Celastrus.



Fig. 627. Rhus.

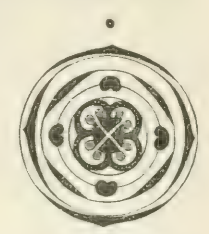


Fig. 628. Celastrus.

Familie Aquifoliaceae. Wie vorige. Blüthenkreise vier- bis sechsgliederig; Fruchtknotenfächer mit je ein bis zwei hängenden Samenknospen; Steinfrucht vier bis achtkernig. ♄ mit wechselständigen, einfachen, meist immergrünen Blättern ohne Nebenblätter. 150 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Ilex.

Familie Aceraceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, actinomorph, mit scheibenförmigem Discus, Kelch und Blume vier- bis zehngliederig; Staubgefäße meist acht; Carpelle meist zwei mit je zwei Samenknospen; Spaltfrucht mit geflügelten meist einsamigen Theilfrüchtchen; Samen ohne Nährgewebe. ♄ mit gegenständigen, einfachen, gelappten oder gefiederten, nebenblattlosen Blättern. 100 Arten meist in der nördlichen gemäßigten Zone. — Acer.

Familie Sapindaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, meist zygomorph, mit einseitigem Discus; Blumenblätter 5, 3 oder 0; Staubgefäße meist 8; Fruchtknoten 2—3fächerig mit meist je 1 Samenknospe. Kapsel, Nuss, Steinfrucht oder Spaltfrucht; Samen oft mit Arillus, ohne Nährgewebe. ♄ mit wechselständigen, ganzen oder gefiederten Blättern. Gegen 1000 Arten meist in der warmen Zone. — Paulinia, Sapindus, Cupania, Koelreuteria.

Familie Hippocastanaceae (Fig 629). Wie vorige; Staubgefäße 5—8; Fruchtknoten 3fächerig mit je 2 Samenknospen; Kapsel 1—3fächerig mit meist 1 Samen ohne Nährgewebe. ♄ mit gegenständigen, 5—9zähligen Blättern ohne Nebenblätter. 16 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Aesculus.

Familie Balsaminaceae. Blüthen zwitterig, zygomorph; 3 Kelchblätter, 5 Blumenblätter, deren je 2 seitliche vereint; 5 Staubgefäße; Fruchtknoten 5fächerig mit je zahlreichen Samenknospen; Springkapsel; Samen ohne Nährgewebe. ⊙ und ♃ mit wechselständigen, einfachen Blättern. 140 Arten meist im tropischen Asien und Afrika. — Impatiens.



Fig. 629. Aesculus.

18. Reihe. **Rhamnales.** Blüthen cyklisch, actinomorph, mit Kelch und Blume, bisweilen ohne Blumenblätter; Staubgefäße so viel als Blumenblätter und vor denselben; Fruchtknoten 2—5fächerig, mit je 1—2 aufsteigenden anatropen Samenknospen, mit der Raphe an der Bauchseite.

Familie Rhamnaceae. Blüthenkreise 4—5gliedrig, Blumenblätter klein oder fehlend, perigyn oder epigyn; Fruchtknoten 2—5fächerig; Steinfrucht mit 1 samigen Kernen; Samen meist ohne Nährgewebe mit großem Embryo. ♄, oft kletternd, mit einfachen Blättern. Gegen 300 Arten von der gemäßigten Zone bis in die Tropen. — Zizyphus, Rhamnus, Phylica, Colletia.

Familie Vitaceae (Fig. 630). Wie vorige, aber Blumenblätter klappig, Fruchtknoten oberständig; Beere, Samen mit Nährgewebe und kleinem Embryo. Kletternde ♄ mit den



Fig. 630. Vitis.

Blättern gegenüberstehenden Ranken. 270 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Vitis, Ampelopsis, Cissus.

19. Reihe. **Malvales.** Blüthen cyklisch, meist zwitterig und meist actinomorph. Kelch und Blume meist 5gliederig; Kelchblätter klappig, Staubgefäße in 2 Kreisen oder zahlreich; Carpelle 2 bis zahlreiche, in jedem Fruchtknotenfache 1 bis zahlreiche anatrope Samenknospen im Innenwinkel.

Familie Tiliaceae (Fig. 631). Staubgefäße meist zahlreich, frei oder durch Verzweigung 5—10 Bündel bildend, ein Theil bisweilen als Staminodien; Fruchtknoten zwei- bis vielfächerig oder durch Fehlschlagen einfächerig. Samen meist mit Nährgewebe. Meist ♄ mit wechselständigen ganzen oder gelappten Blättern mit Nebenblättern und mit Schleimbehältern in Mark und Rinde. Etwa 270 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Tilia, Corchorus.



Fig. 631 Tilia.

Familie Malvaceae. Blüthen meist zwitterig, Blume in der Knospe gedreht; Staubblätter meist zahlreiche in zwei Kreisen, in ein Bündel vereint (Fig. 521, S. 290), die inneren meist vielfach gespalten, mit monothecischen Antheren; Pollenkörner stachelig; Fruchtknoten fünf- bis vielfächerig, Kapsel- oder Spaltfrucht; Samen mit Nährgewebe und gefalteten, blattartigen Cotyledonen. ⊙, ♃ und ♄ mit einfachen oder gelappten Blättern mit Nebenblättern und meist ansehnlichen Blüthen, oft mit Außenkelch; Schleimzellen. Etwa 800 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Abutilon, Althaea, Lavatera, Malva, Sida, Hibiscus, Gossypium.

Familie Bombacaceae. Wie vorige; Antheren oft mehrfächerig, Pollenkörner glatt; Fruchtknotenfächer mit 2 bis vielen Samenknospen. ♄ mit ganzen oder handförmigen Blättern, Nebenblättern und Schleimgängen. 72 tropische Arten. — Adansonia, Bombax, Durio.

Familie Sterculiaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; Kelchblätter vereint; Staubgefäße in 2 Kreisen, mehr oder weniger vereint, die äußern als Staminodien, die innern gespalten, mit dithecischen Antheren; Fruchtknoten 5fächerig, mit je 2 bis vielen Samenknospen; meist Spaltfrucht. ♃ und ♄ mit einfachen, ganzen oder gelappten oder handförmigen Blättern und Nebenblättern. Etwa 660 Arten in der warmen Zone. — Dombeya, Hermannia, Büttneria, Theobroma, Sterculia, Cola.

20. Reihe. **Parietales.** Blüthen cyklisch, meist actinomorph; Blüthenhülle heterochlamydeisch; meist zahlreiche Staubgefäße; Fruchtknoten aus 2 bis zahlreichen Carpellen gebildet, häufig mit wandständiger Placenta.

Familie Dilleniaceae. 180 Arten in der warmen Zone.

Familie Ochnaceae. 150 Arten daselbst.

Familie Marcgraviaceae. 30 Arten im tropischen Amerika.

Familie Theaceae (Ternströmiaceae). Blüthen zwitterig; Kelch- und Blumenblätter je 5 oder mehr; meist zahlreiche Staubgefäße, die oft in Gruppen vereinigt sind (zusammengesetzte Staubgefäße); Fruchtknoten meist 3—5fächerig, mit innenwinkelständiger Placenta und meist zahlreichen Samenknospen; Kapsel oder Schließfrucht; Samen mit oder ohne Nährgewebe. ♄ mit einfachen, meist wechselständigen Blättern ohne Nebenblätter. 200 Arten in der tropischen und subtropischen Zone. — Thea.

Familie Guttiferae (Fig. 632, 517 u. 518 S. 289). Wie vorige, Samen ohne Nährgewebe. ♄ mit meist gegenständigen einfachen Blättern und meist ohne Nebenblätter, mit Oeldrüsen oder Harzgängen. 450 Arten in der tropischen und gemäßigten Zone. — a. Hypericoideae. Hypericum. — b. Calophylloideae. Mammea, Calophyllum. — c. Clusioideae. Clusia, Garcinia.

Familie Dipterocarpaceae. Blüthen zwitterig; 2 oder 3 der 5 Kelchblätter bei der Reife zu Flügeln verlängert; Fruchtknoten 3 oder 1fächerig; Schließfrucht meist einsamig. ♄ mit wechselständigen, immergrünen Blättern und Nebenblättern

und mit Harzgängen. 112 Arten im tropischen Asien. — Dryobalanops, Dipterocarpus.

Familie Elatinaceae. Blüthen zwitterig, 2—5gliederig; Staubgefäße soviel oder doppelt soviel als Blumenblätter; Fruchtknoten mit zahlreichen innenwickelständigen Samenknospen; scheidewandspaltige Kapsel. Meist ♃ mit gegen- oder quirlständigen Blättern, meist Wasserpflanzen. 20 Arten von der gemäßigten bis in die tropische Zone. — Elatine.

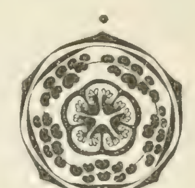


Fig. 632. Hypericum.

Familie Tamaricaceae. Blüthenkreise 4—5gliederig, Staubgefäße soviel oder doppelt soviel als Blumenblätter oder zahlreiche; Fruchtknoten 2—5blätterig, mit zahlreichen Samenknospen an basaler Placenta; Kapsel; Samen behaart. ♃ oder ♄ mit kleinen wechselständigen ganzen Blättern. 40 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone. — Reaumuria, Tamarix, Myricaria.

Familie Frankeniacae. Blüthenkreise 4—6gliedrig; Kelchblätter vereint; Fruchtknoten 4—2blätterig mit zahlreichen Samenknospen an parietaler Placenta; Kapsel zwischen den Placenten aufspringend; Samen mit Nährgewebe. ♃ und ♄ mit kleinen gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter. 15 Arten. Strand- und Wüstenpflanzen. — Frankenia.

Familie Cistaceae. Blüthen zwitterig; Kelch- und Blumenblätter je 3—5; Staubgefäße zahlreich; 5—10blätterige Fruchtknoten mit wandständiger Placenta; Kapsel zwischen den Placenten aufspringend; Same mit Nährgewebe. ♃ und ♄ mit meist gegenständigen Blättern. 160 Arten vorzugweise im Mittelmeergebiet. — Cistus, Helianthemum.

Familie Bixaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; 5 Kelch- und 5 Blumenblätter, zahlreiche Staubblätter; 2—5blätteriger Fruchtknoten mit je zahlreichen Samenknospen an wand- oder innenwinkelständiger Placenta; vielsamige Kapsel mit häutigem sich ablosendem Endocarp, zwischen den Placenten aufspringend. Meist ♄ mit wechselständigen ganzen oder handförmigen Blättern. 16 tropische Arten. — Bixa.

Familie Violaceae. Blüthen zwitterig, zygomorph oder actinomorph, je 5 Kelch-, Blumen- und Staubblätter, Fruchtknoten dreiblätterig, einfächerig, mit je zahlreichen anatropen Samenknospen an parietaler Placenta; Kapsel zwischen den Placenten aufspringend oder Beere; Samen mit Nährgewebe. ♃ und ♄ mit wechselständigen Blättern mit Nebenblättern. 250 Arten von der gemäßigten bis in die tropische Zone. — Alsodeia, Viola, Jonidium.

Familie Flacourtiaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, 2—15 Kelchblätter, 4—10 oder keine Blumenblätter, meist zahlreiche Staubgefäße; Fruchtknoten 2—10blätterig, mit parietaler Placenta; Beere oder Kapsel; Samen mit Nährgewebe, oft mit Arillus. Meist ♄ mit meist wechselstandigen, einfachen Blättern. Etwa 300 tropische Arten.

Familie Turneraceae. Blüthenkreise 5gliederig; Blüthenaxe röhrenförmig, Fruchtknoten einfächerig mit 3 parietalen Placenten; 3klappige Kapsel; Samen mit Nährgewebe und Arillus. ⊙, ♃ und ♄ mit wechselständigen einfachen Blättern. 83 Arten meist in der tropischen und subtropischen Zone Amerikas. — Turnera.

Familie Passifloraceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, Blüthenaxe oft röhrig und mit verschiedenen Anhängen; Kelch-, Blumen- und Staubblätter meist je 5; Fruchtknoten mit 3—5 wandständigen Placenten mit zahlreichen Samenknospen; Kapsel oder Beere. Samen meist mit Nährgewebe und Arillus. ♃ und ♄, mit Ranken kletternd, mit meist gelappten Blättern. 250 Arten in der warmen Zone. — Passiflora.

Familie Caricaceae. Blüthen eingeschlechtig, Blüthenaxe röhrig; Blumenblätter in eine Röhre vereint; Fruchtknoten wie vorher; Beere; Samen mit Nährgewebe. ♄ mit einfachen oder handförmigen Blättern und Milchrohren. 28 tropische Arten. — Carica.

Familie Loasaceae. Blüthen zwitterig; zahlreiche Staubgefäße, die äußeren oft in Staminodien oder Nectarien umgewandelt; Fruchtknoten mit der röhren- oder kreiselförmigen Blüthenaxe vereint, 3—7blätterig, mit je 1 oder zahlreichen Samenknospen am oberen Ende oder an parietaler Placenta; Kapsel; Samen mit Nährgewebe. Meist ⊙ und ♃ mit wechsel- oder gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter. 200 Arten im tropischen und subtropischen Amerika.

Familie Begoniaceae. Blüthen eingeschlechtig; ♂: meist 2 Kelchblätter, Blumenblätter 2—6 oder 0, Staubgefäße zahlreich; ♀: 2—5 Kelchblätter, Fruchtknoten 3blätterig, unterständig, mit wandständigen oder eingebogenen und von der Mitte an wieder zurückgebogenen Placenten mit zahlreichen Samenknospen; meist Kapsel; Samen klein, mit wenig oder keinem Nährgewebe. ♃ mit wechselständigen unsymmetrischen Blättern (Fig. 231, S. 16) ohne Nebenblätter. 350 Arten in der warmen Zone. — Begonia.

21. Reihe. **Opuntiales.** Blüthen mit röhrenförmiger Axe, an welcher die zahlreichen in einander übergehenden Kelch- und Blumenblätter, und zahlreiche Staubblätter; Fruchtknoten unterständig, aus 4 bis zahlreichen Carpellen gebildet, einfächerig, mit zahlreichen Samenknospen an wandständiger Placenta; Beere mit zahlreichen Samen mit spärlichem oder keinem Nährgewebe.

Familie Cactaceae. Meist succulente Pflanzen mit fleischigem Stamm und filzigen oder bestachelten Blattpolstern und großen Blüthen (Fig. 472, S. 257). 900 Arten meist im wärmeren Amerika. — Peireskia, Opuntia, Cereus, Melocactus, Echinocactus, Mamillaria, Rhipsalis.

22. Reihe. **Thymelaeales.** Blüthen cyklisch, mit röhrenförmiger Axe, Blüthenhülle haplochlamydeïsch oder heterochlamydeïsch; Staubblätter in 1 oder 2 Kreisen; Fruchtknoten oberständig, aus 1—4 Carpellen gebildet.

Familie Thymelaeaceae. Blüthenkreise 4—5gliederig; Fruchtknoten mit 1 hängenden Samenknospe; Kapsel, Nuss oder Steinfrucht. Meist ♄ mit wechsel- oder gegenständigen, einfachen, nebenblattlosen Blättern. Ueber 500 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Aquilaria, Daphne, Gnidia, Thymelaea.

Familie Elaeagnaceae. Blüthenkreise meist 4gliederig; Fruchtknoten mit einer grundständigen Samenknospe; Nuss von der fleischigen Blüthenaxe umschlossen. ♄ mit wechsel- oder gegenständigen einfachen Blättern. 16 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Elaeagnus, Hippophaë.

23. Reihe. **Myrtiflorae.** Blüthen cyklisch, mit röhrenförmiger Blüthenaxe, Blüthenhülle meist heterochlamydeïsch; Staubblätter in 1 oder 2 Kreisen oder zahlreich; Carpelle 2 bis zahlreich, einen selten ober- meist unterständigen Fruchtknoten bildend.

Familie Lythraceae. Blüthen zwitterig, actinomorph oder zygomorph; Blüthenkreise meist 4—6gliederig; Kelchblätter klappig, mit Nebenblättern zwischen sich; Blumenblätter und die meist in doppelter Zahl vorhandenen Staubgefäße am Rande der hohlen Blütenaxe; Fruchtknoten oberständig, meist 2—6fächerig; vielsamige Kapsel; Samen ohne Nährgewebe. ⊙, ♃ und ♄ mit einfachen Blättern und kleinen Nebenblättern. 250 Arten in der warmen und gemäßigten Zone. — Lythrum, Cuphea, Lawsonia.

Familie Lecythidaceae. 130 tropische Arten.

Familie Rhizophoraceae. 50 tropische Arten. — Rhizophora.

Familie Combretaceae. 240 tropische Arten.

Familie Myrtaceae. Blüthen zwitterig, actinomorph, Kelch und Blume meist 4—5blätterig; Staubgefäße meist zahlreich; Fruchtknoten unterständig, 2- bis vielfächerig, mit meist je zahlreichen Samenknospen; Frucht kapsel-, beeren- oder steinfruchtartig; Samen meist ohne Nährgewebe. ♄ mit wechsel- oder gegenständigen, nebenblattlosen Blättern, mit Secretbehältern. 1700 Arten in der warmen Zone. — Myrtus, Pimenta, Eugenia, Leptospermum, Callistemon, Melaleuca, Metrosideros, Eucalyptus.

Familie Punicaceae. Wie vorher, Carpelle zahlreich mit zahlreichen in zwei

Reihen übereinander stehenden Samenknospen; Beere mit vielsamigen Fächern. 2 Arten in der warmen Zone. — Punica.

Familie Melastomataceae. Wie vorher, Blüthenkreise 3- bis vielgliederig; Antheren meist mit Poren sich öffnend; Fruchtknoten ober- oder mehr oder weniger unterständig. ♃ oder ♄ mit gegen- oder quirlständigen, 3—9 nervigen Blättern ohne Nebenblätter. 1800 Arten in der warmen Zone.

Familie Oenotheraceae. Blüthen meist zwitterig und actinomorph; Kelch- und Blumenblätter je 2—4; Staubgefäße 4—8; meist 4 Carpelle, einen unterständigen 4fächerigen Fruchtknoten mit 1 bis zahlreichen Samenknospen an innenwinkelständiger Placenta bildend; Kapsel, Beere oder Nuss; Samen mit wenig oder keinem Nährgewebe. Meist ♃ mit wechsel- oder gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter. 300 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone. — Trapa, Epilobium, Jussiaea, Oenothera, Fuchsia, Circaea.

Familie Halorrhagidaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, Blüthenhülle heterochlamydeïsch oder oft ohne Blumenblätter; Staubgefäße doppelt soviel als Kelchblätter oder weniger; Fruchtknoten unterständig, meist 4fächerig oder einfächerig mit je 1 hängenden Samenknospe (Fig. 546, S. 305); Nuss oder Steinfrucht; Samen mit Nährgewebe. ♃ von verschiedenem Habitus und meist unansehnlichen Blüthen. 94 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone. — Myriophyllum, Gunnera, Hippuris.

24. Reihe. **Umbelliflorae.** Blüthen cyklisch, mit meist 4—5gliedrigen Kreisen, Blüthenhülle heterochlamydeisch; Staubgefäße meist in einem einzigen Kreise, epigyn; meist 2—5 Carpelle, einen ebenso vielfächerigen, unterständigen Fruchtknoten mit je einer hängenden anatropen Samenknospe bildend (Fig. 543, S. 304). Samen mit reichlichem Nährgewebe; Blüthen meist in Dolden.

Familie Araliaceae. Blüthenkreise meist 5-, selten mehrgliederig; Beere oder Steinfrucht mit 1 bis zahlreichen Steinkernen; meist ♄ mit wechsel-, selten gegenständigen Blättern. 400 Arten meist in der warmen Zone. — Aralia, Panax, Hedera.

Familie Umbelliferae. Blüthenkreise 5gliederig, Kelch oft undeutlich; 5 Staubgefäße; 2 mediane Carpelle. Blüthen zwitterig, actinomorph oder die randständigen der Dolde zygomorph (Fig. 567, S. 322); epigynischer Discus am Grunde der 2 Griffel; Spaltfrucht mit 2 einsamigen, am Carpophor hängenden Theilfrüchtchen (Fig. 634), jedes mit 5 Hauptriefen und bisweilen 4 Nebenriefen, zwischen den Hauptriefen die Thälchen; meist Oelstriemen in jedem Thälchen und je 2 oder mehr an der Fugenseite (Fig. 633 und 634); Samen mit hornartigem, ölreichem Endosperm und kleinem Embryo. ⊙ und ♃ mit hohlem Stengel und wechselständigen Blättern mit Scheide und mehrfach getheilter Spreite; Oelgänge in Stengeln und Wurzeln; Blüthen in einfachen,

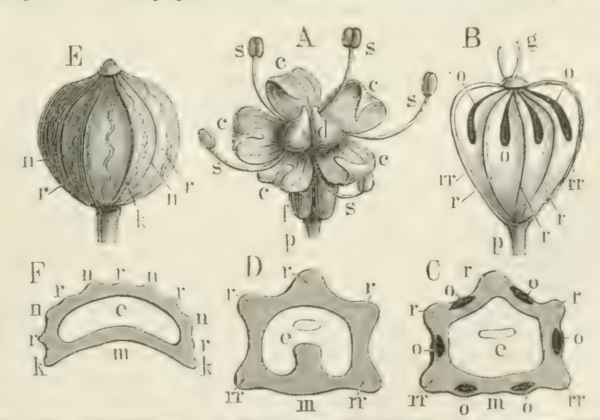


Fig. 634. Umbelliferen. *A* Blüthe von Foeniculum; *f* der unterständige Fruchtknoten, *c* Blumenkrone, *s* Staubgefäße, *d* Discus. *B* Frucht von Heracleum; *p* Blüthenstiel, *g* Griffel, *r* Riefen, *rr* Randriefen, *o* Oelstriemen. *C* Querschnitt des Mericarps von Carum Carvi, *D* von Conium; es bedeutet *m* Berührungsfläche mit dem anderen Mericarp, *e* Endosperm, *r* Riefen, *o* Oelstriemen. *E* ganze Frucht von Coriandrum; *F* Querschnitt eines der beiden Mericarpien derselben; *k* Trennungsfläche der Mericarpien, *r* Riefen, *n* Nebenriefen, *e* und *m* wie vorher. Vergrößert. Nach Prantl.

häufiger in zusammengesetzten Dolden. 1300 Arten in der gemäßigten Zone. — A Orthospermeae. Endosperm an der Berührungsfläche der beiden Theilfrüchte flach oder convex. a) Hydrocotyleae. Hydrocotyle. — b) Saniculeae. Sanicula, Astrantia, Eryngium. — c) Ammineae. Bupleurum, Petroselinum, Apium, Aegopodium, Carum, Cicuta. — d) Seselineae. Seseli, Aethusa, Foeniculum, Oenanthe. — e) Angeliceae. Angelica, Archangelica, Levisticum. — f) Peucedaneae. Peucedanum, Imperatoria, Anethum, Pastinaca, Heracleum. — g) Silerineae. Siler. — h) Thapsieae, Laserpitium. — i) Daucineae. Daucus. — B) Campylospermeae. Endosperm an der Berührungsfläche mit einer Längsfurche. k) Caucalineae. Caucalis. — l) Scandiceae. Scandix, Anthriscus, Chaerophyllum. — m) Smyrnieae. Conium. — C) Coelospermeae. Endosperm halbkugelig gekrümmt. n) Coriandreae. Coriandrum.

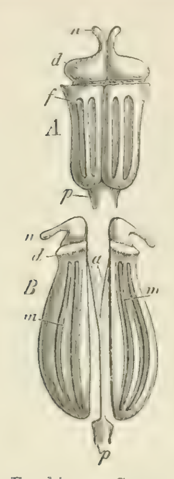


Fig. 634. Frucht von Carum Carvi. *A* Fruchtknoten *f* zur Blüthenzeit. *B* reife Frucht; die beiden Fächer werden zu zwei Mericarpen *m*; ein Theil der Scheidewand bleibt als das Carpophorum *a* stehen; *d* Discus; *p* Blüthenstiel. Vergrößert. Nach Prantl.

Familie Cornaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, Blüthenkreise 4—5- oder mehrgliederig; 1—4 Carpelle; Steinfrucht mit 1—4 fächerigem Steinkern; sonst wie vorige. ♄ mit gegen- oder wechselständigen ganzen Blättern ohne Nebenblätter. 75 Arten meist in der nördl. gemäßigten Zone. — Cornus, Aucuba.

2. Reihengruppe. **Sympetalae** (Gamopetalae). Blüthenhülle doppelt und heterochlamydeïsch, wobei die innere petaloid und vereintblätterig (Blumenkrone), nur selten fehlend ist. Umfasst die Reihen 1—9.

1. Reihe. **Ericales.** Blüthenkreise 4—5 gliederig. Staubblätter in 2 Kreisen oder die vor den Kelchblättern stehenden nicht entwickelt. Blumenblätter meist vereint, doch bisweilen frei; Staubblätter meist frei, selten am Grunde mit der Blumenkrone vereinigt; Carpelle 2 bis zahlreiche.

Familie Pirolaceae. Blumenblätter frei oder vereint; Fruchtknoten oberständig, 4—5 fächerig, mit zahlreichen Samenknospen an dicker, innenwinkelständiger Placenta (Fig. 539, S. 302); fachspaltige Kapsel; Samen sehr klein, Embryo wenigzellig, Keimblätter nicht differenzirt. Immergrüne oder chlorophylllose ♃, letztere mit ectotrophen Mykorhizen (I., S. 260). Etwa 30 Arten in der nördl. gemäßigten Zone. — Pirola, Monotropa.


Fig. 635. Ericaceae.

Familie Ericaceae (Fig. 635). Blumenblätter meist vereint, Fruchtknoten ober- oder unterständig, mit hypogynem oder epigynem Discus, Antheren mit freien oben spreizenden Antherenhälften; Pollentetraden; ein bis zahlreiche anatrope oder amphitrope Samenknospen an innenwinkelständiger Placenta; Beere, Steinfrucht oder Kapsel; Embryo klein, aber vollständig. Kleine ♄ mit wechsel- oder gegenständigen, meist immergrünen Blättern. Etwa 1350 Arten von der kalten bis in die warme Zone. — Ledum, Rhododendron, Kalmia, Andromeda, Lyonia, Gaultheria, Arbutus, Arctostaphylos, Vaccinium, Calluna, Erica.

Familie Epacridaceae. Wie vorher, aber nur ein Kreis von Staubgefäßen; Antherenhälften mit gemeinsamem Längsspalt. Etwa 320 Arten auf der südlichen Halbkugel, besonders in Australien. — Epacris, Styphelia.

2. Reihe. **Primulales.** Blüthenkreise meist 5 gliederig, actinomorph; meist nur

1 Kreis von Staubgefäßen vor den Blumenblättern; letztere meist vereint; Fruchtknoten einfächerig mit centraler Placenta.

Familie Myrsinaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; außer den 5 Staubgefäßen bisweilen noch 5 Staminodien; Fruchtknoten ober- oder unterständig, mit zahlreichen Samenknospen an centraler Placenta; meist Steinfrucht. ♄ mit wechelständigen, ungetheilten, oft immergrünen Blättern ohne Nebenblätter. Etwa 520 Arten in der warmen Zone. — Myrsine, Ardisia.

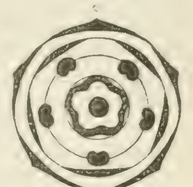


Fig. 636. Primulaceae.

Familie Primulaceae (Fig. 636). Blüthen zwitterig; außer den 5 epipetalen Staubgefäßen (Fig. 570, S. 324) selten noch 5 episepale Staminodien; Fruchtknoten meist oberständig, mit zahlreichen Samenknospen an centraler Placenta (Fig. 554, S. 310); Kapsel; Samen mit fleischigem Nährgewebe. ⊙ und ♃ mit wechsel- oder gegen- oder quirlständigen Blättern ohne Nebenblätter. Etwa 350 Arten von der kalten bis gemäßigten Zone. — Primula, Androsace, Hottonia, Soldanella, Samolus, Lysimachia, Trientalis, Anagallis, Glaux, Cyclamen.

Familie Plumbaginaceae. Wie vorher, aber nur eine einzige grundständige anatrope Samenknospe an langem Funiculus; Samen mit mehligem Nährgewebe. ♃ oder ♄ mit einfachen Blättern. Etwa 260 Arten in der gemäßigten und warmen Zone. — Plumbago, Acantholimon, Statice, Armeria.

3. Reihe. **Ebenales.** Blüthen actinomorph; Staubgefäße in 2 oder 3 Kreisen; Fruchtknoten mehrfächerig, mit 1 oder wenigen Samenknospen an innenwinkelständiger Placenta.

Familie Sapotaceae. Blüthen meist zwitterig, Kelchblätter 4—8, in 2 Kreisen, Blumenblätter eben so viel in einem Kreise oder doppelt so viel in 2 Kreisen; die äußeren Staubgefäße bisweilen petaloide Staminodien bildend oder fehlschlagend; Carpelle eben so viel oder doppelt so viel als in einem Kreise Staubblätter. ♄ mit wechselständigen einfachen Blättern und mit Secretbehältern. Etwa 370 tropische Arten. — Achras, Sideroxylon, Butyrospermum, Chrysophyllum, Mimusops.

Familie Ebenaceae. Blüthen meist eingeschlechtig, Blüthenkreise meist dreigliederig; Staubgefäße in den ♂ so viel oder doppelt so viel als Blumenblätter oder mehr, in den ♀ meist als Staminodien; Carpelle 2—16 mit je 1—2 anatropen hängenden Samenknospen; meist wenigsamige Beere; Samen mit reichlichem Nährgewebe. ♄ mit meist wechselständigen ganzen Blättern ohne Nebenblätter. 283 Arten in der warmen Zone. — Diospyros.

Familie Styracaceae. Blüthen zwitterig, Blüthenkreise 4—5 gliederig; Carpelle 3—5, mit je 1 oder wenigen Samenknospen; meist wenigsamige Steinfrucht oder Schließfrucht. ♄ mit wechselständigen, einfachen Blättern. Ueber 70 Arten meist im tropischen und gemäßigten Amerika und Ostasien. — Styrax.

4. Reihe. **Contortae.** Blüthen actinomorph; Blüthenkreise meist 5 gliederig, seltener 2 gliederig; Staubgefäße meist gleichzählig und meist mit der Blumenkrone vereint; diese meist mit gedrehter Knospenlage; Fruchtknoten oberständig.

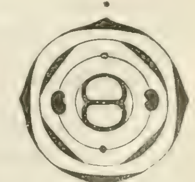


Fig. 637. Oleaceae.

Familie Oleaceae (Fig. 637). Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; Blüthenkreise 2—6 gliederig; Blumenblätter 4, 5, 6 oder fehlend, frei oder vereint, in der Knospenlage dachig oder klappig; Staubgefäße meist 2; Carpelle 2, mit meist je 2 Samenknospen im Innenwinkel der Fächer; fachspaltige, zweiklappige Kapsel oder Beere oder Steinfrucht. Meist ♄ mit gegen- oder quirlständigen, einfachen oder gefiederten Blättern ohne Nebenblätter. Etwa 300 Arten meist in der wärmeren Zone. — Fraxinus, Syringa, Olea, Ligustrum, Jasminum.

Familie Loganiaceae. Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; Blüthenkreise meist 4—5gliederig und Staubgefäße ebensoviel; meist 2 Carpelle mit meist zahlreichen Samenknospen an der wand- oder innenwinkelständigen Placenta; scheide-

wandspaltige, zweiklappige Kapsel oder Beere oder Steinfrucht; Samen mit Nährgewebe. Meist mit ♄ mit gegen- oder quirlständigen einfachen Blättern. Etwa 350 Arten meist in der warmen Zone. — Strychnos, Spigelia, Buddleya.

Familie Gentianaceae. Blüthen meist zwitterig, Blüthenkreise meist 4—5-gliederig und Staubgefäße ebensoviel; Blumenkrone in der Knospe meist gedreht; Carpelle 2, einen meist einfächerigen Fruchtknoten bildend mit 2 wandständigen Placenten mit meist zahlreichen anatropen oder amphitropen Samenknospen; Griffel einfach oder zweispaltig; meist zweiklappige Kapsel. ⊙ und ♃, seltner ♄, mit meist gegenständigen, einfachen Blättern ohne Nebenblätter. Etwa 520 Arten meist in der gemäßigten Zone. — Erythraea, Gentiana, Swertia, Menyanthes, Limnanthemum.

Familie Apocynaceae. Wie vorher, aber die 2 Carpelle bilden 2 unten meist getrennte und oben durch die Griffel vereinte Fächer mit meist zahlreichen hängenden Samenknospen; Griffel unter der Spitze mit ringförmiger Narbe; Frucht verschiedenartig; Samen mit wenig oder keinem Nährgewebe. ♃ und ♄ mit gegen- oder quirl-, seltener wechselständigen, einfachen Blättern und mit Milchschläuchen. Etwa 900 Arten meist in der warmen Zone. — Tabernaemontana, Aspidosperma, Vinca, Alstonia, Nerium, Apocynum.

Familie Asclepiadaceae. Wie vorher, aber die Staubgefäße häufig am Rücken mit corollinischen, eine Nebenkrone bildenden Anhängseln; meist Pollinarien (S. 298); die beiden Fruchtknotenfächer oben vermöge eines schildförmigen, die Narben tragenden Griffelkopfes zusammengehalten; 2 Balgfrüchte mit zahlreichen Samen, die einen Schopf langer weißer Haare tragen; ♃ und ♄, oft windend, manche succulent, mit gegen- oder quirl-, selten wechselständigen Blättern und Milchschläuchen. Etwa 1300 Arten meist in der warmen Zone. — Periploca, Asclepias, Cynanchum, Marsdenia, Ceropegia, Stapelia.

5. Reihe. **Tubiflorae.** Blüthen actinomorph oder zygomorph, Blüthenkreise alle 5gliederig, Staubgefäße in einem Kreise, häufig das Gynäceum minderzählig und bei zygomorphen Blüthen auch das Andröceum minderzählig; Staubgefäße mit der Blumenkrone vereint; Fruchtknoten oberständig.

Familie Convolvulaceae. Blüthen actinomorph, Blumenkrone in der Knospe meist gedreht, Staubgefäße meist am Grunde der Blumenkrone; meist 2fächeriger Fruchtknoten mit je 2 grundständigen aufrechten Samenknospen; meist Kapsel. ⊙ und ♃, seltener ♄, oft windend, mit meist ansehnlichen Blüthen. Etwa 1000 Arten meist in der warmen Zone. — a) Convolvuloideae. Mit grünen Blättern, Embryo vollkommen. Convolvulus, Ipomoea. — b) Cuscutoideae. Chlorophyllarme Parasiten ohne Laubblätter, Embryo ohne Cotyledonen. Cuscuta.

Familie Polemoniaceae. Wie vorher; Fruchtknoten meist 3fächerig mit zahlreichen Samenknospen; fachspaltige Kapsel; Samen mit Nährgewebe. ⊙ und ♃ mit wechsel- oder gegenständigen Blättern. 200 Arten, besonders in Amerika. — Cobaea, Phlox, Polemonium, Collomia.

Familie Hydrophyllaceae. Blumenkrone actinomorph, meist dachig, seltener gedreht; 2fächeriger Fruchtknoten mit je zahlreichen oder wenigen sitzenden oder hängenden Samenknospen; fachspaltige Kapsel. ⊙ und ♃ mit meist wechselständigen Blättern und in Wickeln stehenden Blüthen. Etwa 170 Arten meist in Nordamerika. — Hydrophyllum, Nemophila, Phacelia.

Familie Boraginaceae. Blüthen meist actinomorph; Blumenkrone in der Knospe dachig oder gedreht, meist mit Schlundschuppen vor den Blumenblättern; 2 Carpelle mit je 2 anatropen, die Mikropyle nach oben richtenden Samenknospen. Fruchtknoten 2fächerig mit endständigem Griffel oder durch falsche Scheidewände 4fächerig und 4 Clausen bildend, mit einem zwischen den letzteren stehenden Griffel; Frucht steinfruchtartig oder die Clausen 4 einsamige Nüsschen bildend. Samen mit oder ohne Nährgewebe. ⊙, ♃ oder ♄, oft rauhhaarig oder borstig, mit meist wechselständigen, einfachen Blättern, Blüthen in Wickeln. Etwa 1200 Arten von der gemäßigten bis in die tropische Zone. — Cordia, Ehretia, Heliotropium, Cynoglossum, Echinospermum, Symphytum, Borago, Anchusa, Lycopsis, Pulmonaria, Alkanna, Myosotis, Lithospermum, Echium, Onosma, Cerinthe.

Familie Verbenaceae. Blüthen mehr oder weniger zygomorph, Blumenkrone mit langer Röhre und häufig zweilippigem Saum; Staubgefäße meist 4, didynamisch; Fruchtknoten 2fächerig, mit je 2 amphitropen Samenknospen mit nach unten gekehrter Mikropyle, zuletzt meist durch falsche Scheidewände 4fächerig; Steinfrucht mit 2—4 Fächern, oder 2 ein- oder zweifächerige Theilfrüchte. ⊙, ♃ oder ♄ mit meist gegen- oder quirlständigen Blättern und ährigen oder cymösen Inflorescenzen. 700 Arten in der warmen und gemäßigten Zone, meist auf der südlichen Halbkugel. — Tectona, Vitex, Clerodendron, Avicennia, Lantana, Lippia, Verbena.

Familie Labiatae. Blüthen zygomorph; Kelch vereintblätterig; Blumenkrone mit langer Röhre und meist zweilippigem Saum (Fig. 566, S. 322); Staubgefäße 4, didynamisch (Fig. 525, S. 392), seltener nur 2 (Fig. 571, S. 326); 2 Carpelle mit je 2 aufrechten anatropen Samenknospen; Fruchtknoten durch echte und falsche Scheidewände 4fächerig und 4 Clausen bildend (Fig. 542, S. 303); 4 einsamige Schließfrüchtchen, Samen mit wenig oder keinem Nährgewebe. ⊙, ♃, selten ♄ mit meist gegenständigen Blättern und vierkantigem Stengel; Blüthen in cymösen, oft in Scheinquirle zusammengezogenen Inflorescenzen. Etwa 2000 Arten meist in der gemäßigten und warmen Zone. — a) Ocymoideae. Ocymum, Lavandula. — b) Menthoideae. Mentha, Lycopus, Pogostemon. — c) Monardeae. Salvia, Rosmarinus. — d) Satureïneae. Origanum, Thymus, Satureja, Clinopodium. — e) Melissineae. Melissa, Hyssopus. — f) Nepeteae. Nepeta, Glechoma. — g) Stachydeae. Galeopsis, Stachys, Betonica, Ballota, Phlomis, Lamium, Leonurus, Marrubium, Sideritis. — h) Scutellarieae. Scutellaria, Brunella. — i) Ajugoideae. Ajuga, Teucrium.

Familie Solanaceae. Blüthen meist actinomorph, mit in der Knospe gefalteter Blumenkrone und 5 Staubgefäßen; 2 Carpelle, schräg gegen die Mediane stehend, Fruchtknoten 2fächerig, mit meist zahlreichen anatropen oder amphitropen Samenknospen an scheidewandständiger Placenta; Beere oder Kapsel (Fig. 587, S. 324); Samen mit Nährgewebe und meist gekrümmtem Embryo. ⊙, ♃ oder ♄ mit wechselständigen Blättern und einzelnen oder in Cymen stehenden Blüthen; alkaloidreiche Pflanzen. Etwa 1300 Arten von der gemäßigten bis in die warme Zone. — Lycium, Atropa, Capsicum, Solanum, Hyoscyamus, Datura, Cestrum, Nicotiana.

Familie Scrofulariaceae. Blüthen mehr oder weniger zygomorph (Fig. 563, S. 319); Blumenkrone mit langer oder kurzer Röhre und zweilippigem bis fast gleichem Saum; Staubgefäße meist 4 oder 2, selten auch das hintere 5. vorhanden; 2 median stehende Carpelle, Fruchtknoten 2fächerig mit je zahlreichen oder wenigen anatropen oder amphitropen Samenknospen an scheidewandständiger Placenta; Kapsel oder Beere; Samen mit Nährgewebe und ziemlich geradem Embryo. ⊙, ♃ oder ♄ mit wechsel-, gegen- oder quirlständigen Blättern; Blüthen in Trauben, Aehren oder Trugdolden. Etwa 2000 Arten von der kalten bis in die tropische Zone. — a. Verbascoideae. Verbascum. — b. Antirrhinoideae. Antirrhinum, Linaria, Calceolaria, Scrofularia, Paulownia, Gratiola, Mimulus, Digitalis, Veronica. — c. Rhinanthoideae. Euphrasia, Rhinanthus, Pedicularis.

Familie Lentibulariaceae. Wie vorher, aber 2 Staubgefäße und der einfächerige Fruchtknoten mit centraler Placenta mit zahlreichen anatropen Samenknospen; meist Kapsel; Samen ohne Nährgewebe. Wasser- oder Sumpfpflanzen mit meist insektenfangenden Blättern (I., S. 561; Fig. 500 S. 273). Etwa 250 Arten von der gemäßigten bis in die warme Zone. — Utricularia, Pinguicula.

Familie Orobanchaceae. Blumenkrone zweilippig; Staubgefäße 4, didynamisch; Fruchtknoten mit 2 wandständigen Placenten und zahlreichen anatropen Samenknospen; fachspaltige Kapsel; Embryo kugelig, wenigzellig. ⊙ und ♃, Parasiten (I., S. 556) ohne grüne Blätter, mit endständiger Blüthentraube. Etwa 150 Arten meist in der gemäßigten Zone. — Lathraea, Orobanche.

Familie Gesneraceae. Blüthen wie vorher, Staubgefäße 4 oder 2; Fruchtknoten einfächerig mit 2 wandständigen Placenten und zahlreichen Samenknospen; Kapsel oder Beere mit zahlreichen kleinen Samen mit vollkommenem Embryo. ⊙, ♃ oder ♄ mit gegenständigen einfachen Blättern und ansehnlichen einzelnen oder

cymösen Blüthen. Etwa 700 Arten in der warmen Zone. — Columnea, Cyrtandra, Aeschynanthus, Didymocarpus, Streptocarpus, Gloxinia, Achimenes, Gesnera.

Familie Bignoniaceae. Blüthen wie vorher; Fruchtknoten 2fächerig mit scheidewandständiger oder einfächerig mit wandständiger Placenta; Kapsel zweiklappig oder nicht aufspringend; Samen zusammengedrückt, oft häutig geflügelt. Meist ♄, oft Kletterpflanzen mit zerklüftetem Holzkörper (I., S. 201) und mit gegen- oder wechselständigen Blättern und meist ansehnlichen Blüthen in Rispen. Etwa 450 Arten meist in der warmen Zone. — Bignonia, Catalpa, Tecoma, Jacaranda, Crescentia.

Familie Pedaliaceae. ⊙ und ♃ in der warmen Zone.

Familie Acanthaceae. Wie vorher, Kapsel zweifächerig, bis zum Grunde fachspaltig, die zurückgekrümmten Klappen in der Mitte die Scheidewände tragend. ⊙, ♃ und ♄ mit gegenständigen Blättern. Etwa 1400 Arten in der warmen Zone. — Thunbergia, Ruellia, Acanthus, Justicia.

Familie Globulariaceae. Blüthen zygomorph; Staubgefäße 4 oder 2; Carpelle 2 mit je 1 Samenknospe. Frucht in 2 Coccen theilbar oder einfächerig und einsamig; Samen mit Nährgewebe. ♃ mit grundständigen einfachen Blättern und in Köpfchen oder Aehren stehenden Blüthen. 20 Arten in der gemäßigten Zone Europas und Asiens. — Globularia.

6. Reihe. **Plantaginales.** Blüthen actinomorph, alle Blüthenkreise 4gliederig; Fruchtknoten oberständig.



Fig. 638. Plantaginaceae.

Familie Plantaginaceae (Fig. 638). Blumenkrone trockenhäutig, Staubgefäße 4, an der Basis mit der Blumenkrone vereint; Carpelle 2, einen 2- oder 4fächerigen Fruchtknoten bildend mit je 1 oder wenigen anatropen Samenknospen; meist quer aufspringende Kapsel; Samen mit Nährgewebe. ⊙ und ♃ mit wechselständigen meist ungetheilten Blättern und in Aehren stehenden Blüthen. Etwa 200 Arten meist in der gemäßigten Zone. — Plantago, Litorella.

7. Reihe. **Rubiales.** Blüthen actinomorph oder zygomorph; Blüthenkreise 4—5 gliederig, mit gleichzähligem Andröceum und gleich- oder minderzähligem Gynäceum; Fruchtknoten unterständig, gefächert, in jedem Fache mit 1 bis zahlreichen Samenknospen.

Familie Rubiaceae (Fig. 639). Kelch meist schwach entwickelt, Blumenkrone meist actinomorph, selten zygomorph, in der Knospe klappig, dachig oder gedreht; meist 2fächeriger Fruchtknoten mit je 1 bis zahlreichen anatropen Samenknospen; Frucht verschiedenartig. ⊙, ♃ oder ♄ mit decussirt gegenständigen einfachen Blättern und Nebenblättern, welche bisweilen wie die Hauptblätter entwickelt sind. Etwa 4500 Arten von der kalten bis in die warme Zone. — a) Cinchonoideae. Fruchtfächer vielsamig. Cinchona, Nauclea. — b) Coffeoideae, Fruchtfächer einsamig. Coffea, Ixora, Psychotria, Sherardia, Asperula, Galium, Rubia.



Fig. 639. Rubiaceae.

Familie Caprifoliaceae. Blüthen wie vorher, actinomorph oder zygomorph, meist 5gliederig; Frucht meist beeren- oder steinfruchtartig. Meist ♄ mit gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter. Etwa 270 Arten meist in der nördlichen gemäßigten Zone. — Adoxa, Sambucus, Viburnum, Linnaea, Lonicera.

8. Reihe. **Campanulatae.** Blüthen actinomorph oder zygomorph, Blüthenkreise typisch 5gliederig, mit gleichzähligem Andröceum und gleichzähligem, bisweilen minderzähligem Gynäceum; Fruchtknoten unterständig, mehrfächerig, mit meist zahlreichen Samenknospen in den Fächern.

Familie Cucurbitaceae (Fig. 640). Blüthen meist eingeschlechtig, actinomorph; Blüthenaxe becherförmig, am Rande mit Kelch und Blume und mit 5 Staubgefäßen, die je 2 vereinigt oder alle in ein centrales Bündel verbunden sind (Fig. 522, S. 291); meist 3 Carpelle; Fruchtknoten 3fächerig, mit meist je 2 von innen nach außen zurückgebogenen Placenten mit meist zahlreichen anatropen Samenknospen; Frucht beerenartig; Samen ohne Nährgewebe mit großen ölreichen Cotyledonen. Meist ⊙, wenige ♃, mit Ranken kletternd und mit wechselständigen, meist gelappten Blättern und großen Blüthen. Etwa 650 Arten in der warmen Zone. — Melothria, Momordica, Luffa, Bryonia, Citrullus, Cucumis, Lagenaria, Cucurbita, Sicyos, Cyclanthera.


Fig. 640. Cucurbita.

Familie Campanulaceae (Fig. 641). Blüthen meist zwitterig, actinomorph oder zygomorph; Staubgefäße unter sich frei oder mit den Antheren verwachsen; 2—5 fächeriger Fruchtknoten mit meist zahlreichen anatropen Samenknospen an innenwinkelständiger Placenta; Kapsel, seltener Beere; Samen mit fleischigem Nährgewebe. ⊙, ♃ und ♄ mit meist wechselständigen, einfachen Blättern, oft ansehnlichen Blüthen und mit Milchsaftschläuchen. Etwa 1000 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone. — a) Campanuloideae. Blüthen actinomorph. Campanula, Phyteuma, Specularia, Jasione, Wahlenbergia. — b) Lobelioideae. Blüthen zygomorph. Lobelia, Siphocampylus.

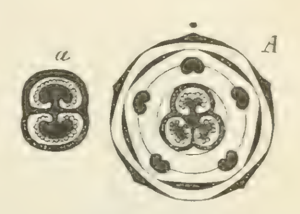


Fig. 641. Campanulaceae. *A* Campanula, *a* Gynäceum von Lobelia.

Familie Stylidiaceae. Blüthen meist zygomorph; 2 Staubgefäße, mit dem Griffel vereint; meist zweifächeriger Fruchtknoten. ♃ mit einfachen Blättern. Etwa 100 meist australische Arten.

9. Reihe. **Aggregatae.** Blüthen actinomorph oder häufiger zygomorph; Blüthenkreise typisch 5gliederig mit gleich- oder minderzähligem Andröceum und minderzähligem Gynäceum; Fruchtknoten unterständig, mit nur einem fruchtbaren Fache, mit 1 aufrechten oder hängenden Samenknospe.

Familie Valerianaceae (Fig. 642). Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; Kelch zur Blüthezeit undeutlich, später zu einer Haarkrone vergrößert; Blumenkrone zygomorph, mit ungleichem Saum und am Grunde oft mit Höcker oder Sporn; Staubgefäße 1—4, mit freien Antheren; Carpelle 3, aber nur ein fruchtbares Fach mit 1 hängenden, anatropen Samenknospe bildend; Schließfrucht; Samen ohne Nährgewebe. ⊙ und ♃ mit gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter und in Trugdolden stehenden Blüthen. Etwa 224 Arten meist auf der nördlichen Halbkugel. — Valeriana, Valerianella, Centranthus.

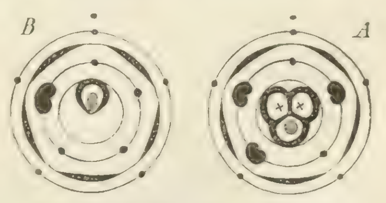


Fig. 642. Valerianaceae. *A* Valeriana. *B* Centranthus.

Familie Dipsaceae. Blüthen zwitterig; Blumenkrone zygomorph; Staubgefäße 4 oder weniger, mit freien Antheren; Carpelle 2, aber der Fruchtknoten einfächerig mit 1 hängenden Samenknospe; Schließfrucht; Samen mit Nährgewebe. ⊙ und ♃ mit gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter; jede Blüthe mit einem aus Vorblättern gebildeten Außenkelche und alle in einem Köpfchen mit einem aus Hochblättern bestehenden Involucrum. Etwa 146 Arten, vorwiegend in den Mittelmeerländern. — Dipsacus, Succisa, Knautia, Scabiosa.

Familie Compositae (Fig. 643). Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig; Kelch meist undeutlich, an seiner Stelle Schüppchen, Haare oder Borsten (Pappus); Blumenkrone theils actinomorph, nämlich röhrenförmig mit 5theiligem Saum, theils zygomorph und zwar zweilippig oder zungenförmig (Fig. 644); Staubgefäße 5, am Grunde mit der Blumenkronröhre vereint, die Staubfäden frei, aber die Antheren in eine Röhre verwachsen und nach innen sich öffnend; 2 mediane Carpelle, aber der Fruchtknoten einfächerig mit 1 anatropen Samenknospe (Fig. 545, S. 305); Griffel an der Spitze zweispaltig, die Schenkel an der Innenseite die Narbe und außen oder unter der Spitze oft Sammelhaare für den Pollen tragend; einsamige Schließfrucht; Samen ohne Nährgewebe. ⊙, ♃, seltner ♄ mit meist wechsel-, seltner gegenständigen Blättern; Blüthen meist in Köpfchen mit einem von Hochblättern gebildeten Involucrum (Fig. 504, S. 279); die Tragblätter der Blüthen heißen Spreuschuppen, oft fehlen sie; die an der Peripherie des Köpfchens stehenden Strahlblüthen sind oft von anderer Form, als die übrigen sogen. Scheibenblüthen. Etwa 11 000 Arten meist in der gemäßigten, warmen und kalten Zone. — A) Tubuliflorae. Scheibenblüthen nicht zungenförmig. a) Vernonieae. Vernonia. — b) Eupatorieae. Eupatorium. — c) Astereae. Solidago, Bellis, Aster, Erigeron. — d) Inuleae. Blumea, Filago, Gnaphalium, Leontopodium, Antennaria, Helichrysum, Inula. — e) Heliantheae. Xanthium, Zinnia, Helianthus, Spilanthes, Dahlia, Coreopsis, Bidens, Galinsoga, Madia, Tagetes. — f) Anthemideae. Anthemis, Anacyclus, Achillea, Matricaria, Chrysanthemum, Artemisia. — g) Senecioneae. Tussilago, Petasites, Homogyne, Arnica, Cineraria, Senecio. — h) Calenduleae. Calendula. — i) Cynareae. Echinops, Carlina, Lappa, Carduus, Cirsium, Onopordon, Cynara, Saussurea, Serratula, Centaurea, Carthamus. — k) Mutisieae. Mutisia. — B) Liguliflorae. Scheibenblüthen zungenförmig. — l) Cichorieae. Cichorium, Lapsana, Picris, Crepis, Hieracium, Hypochaeris, Leontodon, Taraxacum, Lactuca, Sonchus, Scorzonera, Tragopogon.

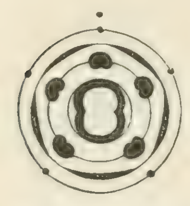


Fig. 643. Compositae.

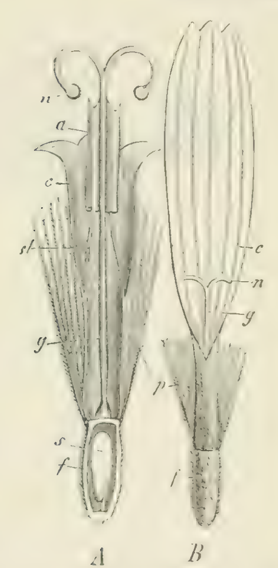


Fig. 644. Blüthen aus dem Köpfchen von Arnica, *A* Scheibenblüthe, im Längsschnitt, *B* Strahlblüthe, *f* der unterständige Fruchtknoten mit der anatropen Samenknospe *s*, *p* Pappus, *c* Blumenkrone, die an der Scheibenblüthe *A* actinomorph ist, mit 5zähnigem Saum, an der Strahlblüthe *B* einen einseitig zungenförmig verlängerten Saum hat; *st* Staubfäden, *a* die verwachsenen Antheren; *g* Griffel, *n* Narben. Vergrößert. Nach Prantl.

Literatur. Irmisch, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Halle 1854. — Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über Entwickelung dicotyler Keime. Stuttgart 1875. — Göbel, Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889. pag. 1. — Winkler, Morphologie der Keimblätter. Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cult. 1882. pag. 319. — Baillon, Histoire des Plantes. Paris seit 1866. — Außerdem die S. 354 angegebene Literatur.

REGISTER DER HOLZSCHNITTE.

(II bedeutet zweiter Band).

SACHREGISTER.

Die Zahlen bedeuten Seitenzahlen; die hinter II stehenden beziehen sich auf Band II.

REGISTER DER PFLANZENNAMEN.

Die Zahlen bedeuten Seitenzahlen; die hinter II stehenden beziehen sich auf Band II. Die fett gedruckten Ziffern geben an, wo die Pflanze ihrer systematischen Stellung nach zu suchen ist.

Berichtigung.

Band I, Seite 624 11. Zeile v. u. lies Quercetin statt Quercitrin.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.









